

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ЭКТОПАРАЗИТЫ

ФАУНА, БИОЛОГИЯ
И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Выпуск 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1956

МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ ФАУНЫ И ФЛОРЫ СССР,
ИЗДАВАЕМЫЕ МОСКОВСКИМ ОБЩЕСТВОМ
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

НОВАЯ СЕРИЯ
ОТДЕЛ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ВЫПУСК 34 (XLIX)

ЭКТОПАРАЗИТЫ

ФАУНА, БИОЛОГИЯ
И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

ВЫПУСК 3

Под редакцией

В. Н. БЕКЛЕМИШЕВА

и И. Г. ИОФФА

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1956

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

СОДЕРЖАНИЕ

Формозов А. Н. Памяти И. Г. Иоффа (1897—1953)	3
Глащинская-Бабенко Л. В. <i>Ixodes lividus</i> Koch как представитель норовых клещей-иксодид . . .	21
Резник П. А. К вопросу о влиянии географиче- ских факторов на окраску животных	107
Соколова Н. Ю. Нижняя и верхняя смертельная температура постельного клопа (<i>Cimex lectularius</i> L.)	113
Иофф И. Г. Блохи (Aphaniptera) Беловежской пущи (с замечаниями о географии блох лесной зоны Северной Европы)	127
Колпакова С. А. К экологии блох <i>Ceratophyllus</i> (<i>Nosopsyllus</i>) <i>mokrzeckyi</i> Wagn	149
Мариковский П. И. К экологии блох (Aphani- ptera) Амуро-Уссурийского края	163
Скалон О. И. Новые виды блох с пищух из Мон- голии	167
Иофф И. Г. Потери среди афаниптерологов за последние годы	177

ЭКТОПАРАЗИТЫ

✱

Редактор Г. Н. Эндельман

Техн. редактор Т. А. Михайлова

✱

Сдано в набор 20/VI 1955 г. Подписано в печать 3/IV 1956 г. Т-01839. Изд. № 455.

Печ. л. 11,25+3 вкл. бум. л. 5,63. Уч.-изд. л. 11,46. Цена 8 р. 30 к. Формат 60×92/16.

Тираж 1200 экз. Зак. 464.

Издательство Московского университета. Москва, Ленинские горы.

Министерство культуры СССР. Главное управление полиграфической

и книжной промышленности. 4-я типография им. Евг. Соколовой.

Ленинград, Измайловский пр., 29.



Илья Григорьевич Иофф (1897—1953)

ПАМЯТИ И. Г. ИОФФА¹
(1897—1953)

Настоящий, третий сборник «Эктопаразиты», как и предшествующие два, отредактированный и подготовленный к печати при ближайшем участии лауреата Сталинской премии доктора биологических наук И. Г. Иоффа, выходит в свет после смерти этого руководителя советской афаниптерологической школы, выдающегося специалиста по трансмиссивным болезням. Илья Григорьевич скончался в расцвете творческих сил после продолжительной тяжелой болезни (инфаркт миокарда) 7 апреля 1953 г. в г. Ставрополе. Следует отметить, что ему принадлежала и сама идея создания этих сборников. Тот факт, что предшествующие два выпуска серии «Эктопаразиты» получили положительную оценку паразитологов и медицинских работников, указывает на своевременность и ценность этого начинания.

И. Г. Иофф родился 25 июня 1897 г. в г. Астрахани в семье служащего. В 1916 г. окончил Саратовское коммерческое училище, а в 1922 г. — медицинский факультет Саратовского государственного университета. В 1919—1920 гг., будучи студентом, работал в качестве фельдшера и лекарского помощника в эпидемических госпиталях Красной Армии на Восточном и Южном фронтах гражданской войны. Вернувшись летом 1920 г. в Саратов, он стал работать в клинике инфекционных болезней университета и в инфекционной больнице в должности препаратора и лаборанта, а с мая 1922 г. по январь 1928 г. — в клиниках того же медицинского факультета Саратовского университета в качестве ординатора, затем ассистента и одновременно в отделении протозоологии Саратовского института микробиологии и эпидемиологии («Микроб»). В этот период

¹ Использованные материалы предоставлены М. П. Покровской, В. Е. Тифловым, Н. Ф. Дарской, О. И. Скалон, которым автор выражает глубокую признательность.

он имел возможность пользоваться указаниями выдающихся клиницистов и эпидемиологов — Г. А. Любенецкого, Ф. Я. Китаева и Н. Е. Кушева, занимаясь вопросами малярии, амебной дизентерии, сыпного тифа и др. Переехав в 1928 г. в Ростов-на-Дону, И. Г. Иофф по 1934 г. заведовал паразитологическим отделением Ростовского микробиологического института. С 1934 г. и до конца жизни он заведовал паразитологическим отделением Ставропольской противочумной станции и созданного впоследствии на ее базе Научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья Министерства здравоохранения СССР.

За время работы в Ростове и Ставрополе Илья Григорьевич неоднократно выезжал на обследование эпизоотий и руководил борьбой с вспышками инфекций. Организация ряда противоэпидемических учреждений проходила при его ближайшем участии.

В 1939 г. Высшей аттестационной комиссией И. Г. Иофф был утвержден в ученой степени доктора биологических наук, а в 1946 г. — в звании профессора (по специальности паразитология).

Именно в Ставрополе, где в созданной Ильей Григорьевичем лаборатории обстановка особенно благоприятствовала научному труду, были написаны наиболее крупные и важные его работы, собрана не имеющая себе равных коллекция *Arhapiptera* СССР и ряда сопредельных стран, большая библиотека по вопросам систематики, фауны и экологии блох, а также исчерпывающая картотека данных по этой группе, необходимая для обобщающих сводок. Естественно, что еще задолго до начала Великой Отечественной войны лаборатория И. Г. Иоффа в Ставрополе превратилась во всесоюзный центр, без связи с которым было невозможно вести исследования этой важной группы эктопаразитов, переносчиков опасных инфекций.

В период Великой Отечественной войны, когда Ставропольская станция была эвакуирована, Илья Григорьевич одновременно принимал участие в работе войсковых медицинских учреждений. В период с августа 1942 г. по 1944 г., выполняя задание Наркомздрава, он проводил исследования роли блох и серого сурка в эпидемиологии заразных болезней. По предложению акад. К. И. Скрябина, он в этот же период руководил арахноэнтомологической лабораторией Киргизского филиала АН СССР и организовал детальное изучение алакурта — важного вредителя животноводства Киргизии. Вернувшись в 1944 г. в Ставрополь, Илья Григорьевич помимо очень интенсивной личной исследовательской работы стал еще больше, чем до

войны, заниматься редакционной деятельностью, подготовкой кадров афаниптерологов, а также организационными вопросами противоэпидемического обслуживания и всей научной работы в этой области.

Автор этих строк не раз получал от И. Г. Иоффа напоминания о необходимости направлять в Ставрополь способных молодых зоологов для специализации по афаниптерологии. По словам Ильи Григорьевича, рост коллекционных материалов шел с такой быстротой, что имевшиеся специалисты не могли справиться с их своевременной обработкой. Кроме того, и потребности в молодых специалистах противоэпидемических учреждений удовлетворялись не полностью. Следует отметить, что в решении этой задачи И. Г. Иоффом сделано очень много. В лаборатории Ставропольской станции, а позднее института, под непосредственным руководством Ильи Григорьевича получили подготовку, или усовершенствовали свои знания, многие афаниптерологи, работники противоэпидемических учреждений — В. Е. Тифлов, В. П. Боженко, А. И. Аргиропуло, В. И. Кузенков, О. А. Федина, С. А. Колпакова, О. И. Скалон, З. М. Вовчинская, П. И. Ширанович, Б. А. Растигаев, Э. В. Исаева-Гурвич, Н. Ф. Дарская, Е. А. Шварц, М. А. Микулин, О. Н. Сазонова, Н. Ф. Лабунец, К. Т. Кадацкая и др. Сюда приезжали на стажирование паразитологи Москвы, Иркутска, Харькова, Алма-Аты, Ростова, Баку, Ашхабада и других городов. Не будет преувеличением сказать, что все кадры афаниптерологов нашей страны подготовлены или самим Ильей Григорьевичем, или при его ближайшем участии. Личные его качества, особенно простое, внимательное и крайне благожелательное отношение к людям, постоянная готовность помочь в налаживании работы, сыграли исключительно важную роль в деле успешной организации широкого изучения *Aphanipitera* СССР. Через свою лабораторию он всегда стремился наладить живую связь между лицами, работающими в области изучения блох, чтобы задержки в печатании не тормозили общего дела и не вызывали дублирования исследований. К И. Г. Иоффу стекались отчеты противоэпидемических учреждений, списки эктопаразитов, собранных отдельными экспедициями, мелкие и большие коллекции. Все поступавшие материалы после их проверки лично Ильей Григорьевичем вносились в картотеку, которая была доступна для каждого афаниптеролога СССР. Направляя и организуя работу быстро увеличивавшегося коллектива специалистов, И. Г. Иофф пользовался исключительным авторитетом как создатель и признанный глава советской афаниптерологической школы. Он был одинаково внимателен к «новичкам», делающим первые робкие шаги в области науки, и к людям сложившимся, обладающим

значительным опытом. Некоторые рукописи он редактировал по два-три раза: в первых черновых набросках и последующих более совершенных вариантах, всегда заботливо сохраняя новые факты и ценные мысли начинающего автора. Ученый с широким кругом интересов и исключительной эрудицией Илья Григорьевич был большим знатоком практических вопросов борьбы с особо опасными инфекциями. Изучение причин, обуславливающих энзоотию, и вопросов, связанных с ее ликвидацией, всегда глубоко интересовало Илью Григорьевича. Его мнение нередко имело решающее значение не только для паразитологов, но и для зоологов, практиков борьбы с грызунами и врачей системы противоэпидемических учреждений.

К научной работе И. Г. Иофф приступил в 1922 г., будучи еще студентом 3 курса. Он занялся усовершенствованием окраски плазмодия; разработал и ввел в практику метод исследования крови в толстой капле, получивший потом большое распространение. В этот период вопросы борьбы с малярией в Поволжье и Предкавказье играли исключительно важную роль. Илья Григорьевич, включившись в эту большую работу, ряд лет занимался вопросами паразитологии, клиники и эпидемиологии малярии и много сделал как в теоретическом отношении, так и для внедрения новейших научных достижений в организацию борьбы с массовыми заболеваниями. С 1928 по 1934 гг. он руководил работой по изучению малярии и борьбе с ней на Северном Кавказе, причем уже тогда выявились его замечательные способности крупного организатора и научного руководителя.

Помимо опубликованных И. Г. Иоффом 19 работ по указанным вопросам, следует особо отметить вышедшую под его редакцией книгу «Малярийный комар и методы борьбы с ним» (1937), представлявшую одно из первых советских руководств по борьбе с комарами анофелес. Илья Григорьевич написал для этого издания два крупных раздела. Им были разработаны и научно обоснованы «Правила организации и проведения противомаларийной мелиорации». Последней он придавал большое значение и был одним из лучших знатоков этого дела. Популярно-научная брошюра И. Г. Иоффа по борьбе с малярией была издана на русском, украинском, адыгейском и осетинском языках.

«Однако главным делом жизни И. Г. Иоффа, — как правильно отмечает некролог, помещенный в журнале «Медицинская паразитология и паразитарные болезни» (№ 4, 1953), — было изучение блох — переносчиков особо опасных инфекций в связи с эпидемиологией и профилактикой их. В этой области его заслуги имеют совершенно исключительное значение».

К работам в последней области Илья Григорьевич приступил с 1923 г. в Саратове, а после смерти зоолога С. А. Иловайского возглавил паразитологический отдел Института «Микроб» и избрал вначале тему — фауна блох эндемичных по чуме районов юго-востока Европейской части СССР. Вскоре систематика, экология и медицинское значение этой группы насекомых стали основным предметом его исследований. Нужно отметить, что в двадцатых годах, когда И. Г. Иофф приступил к указанной работе, сведения по систематике и экологии *Arhaniptera* СССР отличались исключительной отрывочностью и неполнотой, а их роль в эпидемиологии особо опасных инфекций была известна лишь в самых общих чертах. Тогда в СССР отсутствовали специалисты-афаниптерологи, на которых можно было опереться; следовательно, приходилось совершенно самостоятельно начинать освоение довольно трудного раздела зоологии. Очень большое значение для Ильи Григорьевича имели его поездки осенью 1924 г. в Ленинград, где благодаря содействию акад. Е. Н. Павловского он получил возможность ознакомиться в Военно-Медицинской академии и Зоологическом музее Академии наук СССР с коллекциями и литературой по *Arhaniptera*. Можно только восхищаться настойчивостью и энергией молодого врача-протистолога, сумевшего очень быстро овладеть несколькими новыми для него дисциплинами и с первых же шагов организовать дело так, что решение множества мелких, частных задач шаг за шагом приближало его к освещению важнейших кардинальных вопросов. Прекрасный морфолог и систематик, он вскоре стал выдающимся авторитетом в этой области. Уже в Саратове за 1923—1927 гг. И. Г. Иоффом была создана ценная коллекция блох юго-востока Европейской части СССР, послужившая тем ядром, около которого позднее сформировалось собрание *Arhaniptera* СССР, насчитывающее более 500 тыс. экземпляров, принадлежащих примерно к 500 видам и подвидам. В нее вошли, в частности, 150 новых форм блох, описанных главным образом Ильей Григорьевичем, а также сотрудниками под его руководством за период после 1924 г. Благодаря напряженной, кропотливой работе Ильи Григорьевича и отчасти его учеников систематика блох нашей фауны приведена в порядок, без чего было бы невозможно вести дальнейшее изучение представителей этой группы. Однако основные интересы И. Г. Иоффа были связаны не только с систематикой, но и с зоогеографией и экологией блох. Используя личные сборы и результаты полевых исследований, а также коллекции, поступившие к нему от многих учреждений и лиц, Илья Григорьевич подготовил ряд ценных фаунистических и зоогеографических исследований. Его статья «О географическом распространении суслико-

вых блох в связи с историей расселения сусликов» (1936) и монография «Arhaptera Киргизии» — большой вклад в паразитологию и биогеографию.

Настойчиво популяризируя афаниптерологию, он сумел привить большому числу зоологов, изучавших млекопитающих и птиц, интерес к собиранию блох, ранее не привлекавших их внимания. Существенное значение при этом имели: исключительная быстрота обработки поступавших коллекций и письма, содержавшие подробные сведения о наиболее интересных находках. Такие письма Илья Григорьевич обязательно посылал каждому сборщику и направлял его внимание на остающиеся пробелы, нерешенные вопросы и т. п. Переписка его всегда была очень обширной; на письма он отвечал быстро, с характерными для него прямоотой, живым интересом к делу и какой-то особой, подкупающей сердечностью. Благодаря этому имя его стало хорошо известно зоологам; для Ильи Григорьевича, по его «заказам», они коллектировали блох на Камчатке, на птичьих базарах Мурмана, в хребтах Тянь-Шаня и песках Кара-Кумов...

Вместе с тем у него с годами сильнее проявлялся интерес и к самим работам зоологов; последним он часто давал ценные советы, просматривал их рукописи, указывал на новые, лично им разработанные, методы отлова зверьков и т. п. В отличие от специалистов «музейного типа», зачастую довольствующихся одними готовыми препаратами насекомых, И. Г. Иофф уделял большое внимание изучению блох в природной обстановке. Я знаю, что он с увлечением занимался в Предкавказье добыванием гнезд и раскопкой нор слепушенок, тушканчиков, слепышей, хорьков и других зверьков, глубоко вникая в особенности экологии животных, являющихся хозяевами изучаемых видов блох. Вместе с экспериментальными работами это дало Илье Григорьевичу возможность сосредоточить в своих руках исключительно ценные материалы по экологии Arhaptera, позднее частично обобщенные им в монографии «Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением» (1941). Эта книга получила высокую оценку как в нашей, так и в иностранной печати. Много важных данных по экологии блох содержит также его монография «Arhaptera Киргизии». Им были предложены и испытаны оригинальные приемы полевой работы и, в частности, внедрен в практику специальных обследований метод сбора и исследования трупов грызунов и их эктопаразитов для обнаружения эпизоотий. Этот метод получил значение одного из важнейших в деятельности ряда противоэпидемических учреждений. Хорошо учитывая реальную обстановку, зная возможности отдельных лиц и целых учрежде-

ний, И. Г. Иофф настойчиво и твердо вводил в широкую практику новые, лучшие методы работы.

Сам он систематически, район за районом обследовал отдельные части страны, в отношении которых сведения по фауне Arhaptiptera были неполны, или могли иметь особо существенное значение для завершающих работ по их систематике и зоогеографии. Летние поездки для сбора материала, приурочиваемые обычно ко времени отпуска, были любимой формой отдыха И. Г. Иоффа. В течение многих лет он, отправляясь в отпуск, обязательно брал с собой ловушки, мешочки для зверьков и пробирки для сбора эктопаразитов. Таким путем Илья Григорьевич ликвидировал, например, несколько «белых пятен» в восточной части северного макросклона Кавказа и западной — южного склона. Перед тяжелой болезнью, сведшей его в могилу, Илья Григорьевич собирался обследовать Закарпатье, а во время болезни мечтал о поездке в верховья Иртыша, но эти намерения так и остались неосуществленными.

Глубоко продуманная, четко организованная работа И. Г. Иоффа и его школы дала замечательные результаты: за тридцатилетний период фауна блох СССР, до того почти неизвестная, стала хорошо изученной в большом числе природных областей и районов. До 1924 г. по Arhaptiptera нашей территории было опубликовано около 72 работ, тогда как к настоящему времени их вышло более 300, в том числе ряд крупных, большого теоретического значения исследований.

Интересно отметить, что большой личный опыт полевой работы убедил Илью Григорьевича в том, что исследование экологии блох необходимо вести в плане сравнительно-географическом. Эту идею он последовательно проводил в своих работах, а также коротко сформулировал в письме, посланном уже во время болезни, Н. Ф. Дарской, занимавшейся в то время блохами Кызыл-Кумов.

«Наш глаз и применяемые нами методы далеко не всегда улавливают те особенности среды, которые оказываются существенными и даже решающими в биологии блох. В одном месте их мало, в другом — много. В одном месте есть такой-то вид, в другом — он не найден. А почему так, объяснить не могут ни личное знакомство с местностью, ни колонки цифр эколого-статистического метода. Вот тут-то и нужен географический метод — широкая географическая картина распространения вида; поведение его в разных местах открывает то, чего не видно из цифр и наблюдений эколога — более тонкие особенности экологии насекомого, которое более чувствительно к особенностям среды, к небольшим, а подчас и скры-

тым в глубине почвы различиям температуры и влажности. Вот почему я считаю географический анализ и сбор материала из разных мест более важным, чем считают многие...». Большинство изучавших зоогеографию блох имело о ней, по мнению И. Г. Иоффа, одностороннее представление и при обработке зоогеографических данных выдвигало на первый план «историко-географические домыслы». Между тем, как показал длительный личный опыт Ильи Григорьевича, «именно география дает основной и лучший материал для характеристики современной экологии вида», а обратное соотношение, при котором цифры, собранные экологами, объясняют особенности географического распространения, осуществляется редко. Исходя из этого, он настойчиво рекомендовал молодым исследователям не увлекаться собиранием и обработкой громоздких статистических материалов, которые нередко затемняют, делают трудно обнаруживаемыми важные биологические закономерности. «Время человека очень дорого и потому полезно еще и еще напомнить, — писал он, ограничивайте себя необходимым материалом, необходимыми подсчетами, иначе не успеете довести нужных дел до конца».

Исходя из большой важности внедрения географического подхода к изучению экологии Arhaptiptera, И. Г. Иофф вносил существенные коррективы в методические приемы паразитологических работ, рекомендуемые за последнее время для использования в ряде районов. Так, например, в документе, датированном сентябрем 1952 г., он дал отрицательное заключение о проекте осуществления эколого-паразитологических наблюдений, проводимых на специальных стационарных точках. При этом Илья Григорьевич исходил из следующих положений: «1) стационары слишком сильно отвлекают работников и транспорт от широкого обследования; работа на них слишком трудоемка, а значение разрешаемых задач не всегда соответствует объему работы; 2) выбор места для стационаров труден — нередко лишь в середине сезона выясняется, что стационар неудачен, место не характерно; 3) при сравнительно небольшой площади стационара вылов грызунов и блох для обследования влияет на их численность и индексы; 4) нередко выбранные стационары попадают в район истребительных работ, и наблюдения срываются; 5) нарушение сроков наблюдений из-за необходимости участвовать в других работах и т. п. причин также нередко обесценивает результаты исследований на стационарах. Тщательный и продуманный сбор и учет материалов по ходу обычного широкого обследования (с постоянным текущим анализом и пополнением недостающих све-

дений) может дать не менее ценные материалы, чем дают стационары. Повидимому, это и должно быть основным методом работы, а стационары нужны лишь в некоторых особых случаях для решения специальных задач».

Ту же мысль, но в другой форме он высказал и в замечаниях на проект программы и методики работы по учету численности паразитов, составленный в одном из институтов. «Одним из важнейших и интереснейших вопросов, которые стоят сейчас на очереди, — писал он, — является изучение территориального размещения численности и экологических особенностей паразитов в разных местах; оно поможет пролить свет и на вопросы эпизоотологии и рациональной очаговой борьбы с энзоотией... А изучение территориального распределения требует использования всех материалов, которые могут быть добыты отрядами и противочумными отделениями...». Поэтому он и считал «неправильным сводить всю работу по изучению численности и экологии эктопаразитов к работе стационаров».

Одновременно с фаунистическими и полевыми экологическими исследованиями, еще в 20-х годах, в Саратове, И. Г. Иофф совместно с Д. Н. Головым начал экспериментальные работы, изучая судьбу бактерий чумы в блохах разных видов и на разных стадиях их развития. Эти исследования имели большое значение для выяснения механизма хранения и передачи инфекции, подготовили почву для мероприятий по ликвидации очагов. В кратком очерке трудно привести полностью все то ценное и новое, что внесли в экологию блох работы Ильи Григорьевича и его школы. Отметим только, что предложенное им разделение всех *Arhaptipecta* на биологические группы — «блох гнезда» и «блох шерсти» (т. е. гнездовых кровососов и собственно эктопаразитов) представляет крупнейшее обобщение. Первое упоминание о наличии этих биологических групп имеется уже в работе 1926 г. (опубликовано совместно с Ю. Н. Вагнером); более полные характеристики даны И. Г. Иоффом на паразитологическом совещании в Москве в 1939 г. и в работе 1941 г. Это обобщение оказало влияние положительно на все позднейшие исследования по эпизоотологии и экологии блох. «Оказалось, что и экологические особенности этих двух групп блох совершенно различны и в эпидемиологии передаваемых ими инфекций представители обеих групп выполняют различные функции. Биология алакурта, крайнего представителя блох шерсти, эктопаразита бездомных животных (копытных), расшифрованная Ильей Григорьевичем и его сотрудниками, представляет одну из интерес-

нейших страниц сравнительной паразитологии. Совершенно исключительный интерес представляет данный И. Г. Иоффом анализ факторов, обуславливающих различную степень специфичности различных видов блох по отношению к своим хозяевам» (Медицинская паразитология и паразитарные болезни, № 4, 1953). Установленная Ильей Григорьевичем совместно с В. Е. Тифловым большая продолжительность жизни блох, в особенности блох гнезда, их способность длительно голодать и длительно сохранять в своем теле жизнеспособных микробов имеют очень большое значение для понимания эпидемиологии передаваемых ими инфекций и борьбы с ними. Он первым начал изучать взаимоотношения процессов питания и размножения блох и разрабатывать методику определения их физиологического возраста. Им были прослежены сроки метаморфоза и продолжительности жизни блох при разных условиях, установлен максимальный из наблюдавшихся до сих пор срок жизни блохи — более четырех с половиной лет. Его исследования длительности голодания и выживания блох дали многое для понимания механизма и длительности хранения инфекции этими эктопаразитами в условиях природных очагов. Илье Григорьевичу удалось также доказать, что некоторые виды блох диких животных способны кусать и питаться кровью человека. Местами почти на каждом грызуне, вовлеченном в эпизоотию, встречаются виды блох, способные нападать на людей. Экспериментальные работы И. Г. Иоффа по хранению блохами микробов чумы справедливо считаются классическими. Он проследил сохранение этих микробов в блохах в течение 396 дней; выяснил роль блох жилья человека в хранении и передаче этой инфекции и т. д.

Исключительно глубокие знания экологии блох, в частности, распределения и деятельности их популяций в норах млекопитающих, восприимчивых к чуме, дали возможность И. Г. Иоффу обосновать «грандиозную схему географического распространения природных очагов чумы в пределах земного шара, а именно — к выводу о приуроченности их к окраинам пассатных и внутриконтинентальных пустынь. Этот вывод является едва ли не крупнейшим из существующих обобщений в области ландшафтной нозогеографии, молодой дисциплины, приобретающей столь важное значение для паразитолога и эпидемиолога» (там же).

В течение многих лет сталкиваясь с резкими изменениями численности грызунов, их эктопаразитов и с почти внезапными вспышками эпизоотий, Илья Григорьевич не мог обойти своим вниманием и вопросы прогноза движений населения переносчиков, а также разработку методов профилактики особо опасных инфекций. В последней области особенно ярко проявились

его организаторские способности, поразительная трудоспособность и огромная эрудиция.

В вопросы прогнозирования численности грызунов и использования прогнозов для правильной организации истребительных работ И. Г. Иофф с присущей ему настойчивостью пытался внести свежую струю, исходя из тщательного анализа ошибок, допущенных в прошлых кампаниях борьбы с мышевидными грызунами.

Характерно письмо, отправленное Противочумному институту в Ростове-на-Дону 23 января 1953 г., т. е. незадолго до смерти. В нем И. Г. Иофф рекомендует заблаговременную профилактическую дератизацию в закрытых местообитаниях Предкавказья и Нижнего Дона с тем, чтобы предотвратить ожидаемое массовое размножение мышей. «Опыт показал (в частности в 1952 г.), что служба учета численности грызунов слишком поздно дает показатели, обнаруживающие приближение мышиной напасти и определяющие истинные размеры угрозы — тогда, когда проведение энергичных профилактических мероприятий оказывается запоздалым или нереальным. Поэтому система профилактики, — писал он, — может строиться лишь на основе долгосрочного заблаговременного прогноза. Это вполне понятно, если учесть экологические особенности домовых мыши — грызуна, не образующего плотных колониальных скоплений в теплое время года и, наоборот, резко концентрирующегося в холодном сезоне. Учитывая эти особенности, и важно организовать профилактическое истребление зимой, за год до ожидаемой напасти».

Приступив в 20-х годах к паразитологическим исследованиям почти в полном одиночестве, Илья Григорьевич позднее стал пользоваться поддержкой десятков людей, на формирование научных интересов которых он оказал благотворное влияние; ему выпало счастье быть свидетелем бурного расцвета афаниптерологических исследований в СССР и крупных достижений системы учреждений, ведающих борьбой с малярией и особо опасными инфекциями. Во всем этом большую роль сыграла и его многолетняя, напряженная, самоотверженная работа. Советское правительство наградило И. Г. Иоффа орденом Трудового Красного знамени, медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». В 1952 г. он был удостоен звания лауреата Сталинской премии. Смерть помешала Илье Григорьевичу завершить ряд больших задуманных работ. Лучшей данью его светлой памяти со стороны учеников и товарищей по работе будет скорейшее завершение этих исследований и дальнейшая успешная борьба за повышение санитарной безопасности нашей Родины.

А. Н. Формозов.

Некрологи

1. «Ставропольская правда», 10 апреля 1953 г.
2. «Медицинский работник», 21 апреля 1953 г., № 32.
3. Медицинская паразитология и паразитарные болезни, № 4, 1953.

СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ И. Г. ИОФФА

1922

- О двойных инфекциях эритроцитов и отношении их к партеногенезу макрогаметов при *Malaria tertiana*. Совместно с Ф. Я. Китаевым. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 1, вып. 1, стр. 13—21.
- К методике исследования крови в толстой капле. Там же, стр. 26—31.
- К учению о фагоцитозе при малярии. Там же, т. 1, вып. 3, стр. 237—246.
- Ранние весенние и зимние заболевания малярией. Там же, стр. 247—252.
- Еще к вопросу «О двойных инфекциях и партеногенезе». Совместно с Ф. Я. Китаевым. Там же, стр. 253—254.
- Эпидемия тропической малярии в Новоузенском и Дергачевском уездах летом 1922 г. Совместно с В. Румянцевым. Там же, стр. 271—278 и 294.

1923

- Ускоренная окраска толстой капли. Там же, т. 2, вып. 1—2, стр. 68—69.
- По поводу статьи проф. Лурия «О весенних заболеваниях малярией». Врачебная газета, № 12, стр. 276—277.
- К исследованию крови в толстой капле. Тр. I Поволж. съезда врачей в г. Казани.
- Малярия в Заволжских уездах Саратовской губернии. Там же.
- Малярия в Дергачевском и Новоузенском уездах. II сообщение. Совместно с В. П. Боженко. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 2, вып. 3—4, стр. 85—88.

1924

- К паразитологии и клинике множественных инфекций простейшими. Совместно с Ф. Я. Китаевым. Там же, т. 3, вып. 1—2, стр. 69—74.
- Из лабораторной практики. Высушивание капельных препаратов крови в специальном ящике. Там же, т. 3, вып. 3, стр. 192—193.
- Die Arbeiten in der Malariabekämpfung des Instituts für Microbiologie und Epidemiologie des Süd.-Ost. Russlands. Докл. Комиссии Лиги наций, изд. Микробиол. ин-та, Саратов, стр. 1—4.

1925

- К эпидемиологии малярии на Юго-Востоке. Тр. I Поволж. малярийного съезда 5—8 октября 1924 г., Саратов, стр. 70—72.
- К методике изучения морфологии малярийных паразитов. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 4, вып. 2, стр. 77—82.
- Опыты культивирования плазмодиев. Русск. журн. троп. медицины, № 1—3, стр. 25—33.
- К вопросу о роли блох суслика в эпидемиологии чумы. Совместно с Д. А. Головым. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 4, вып. 4, стр. 19—48.
- Материалы к познанию фауны эктопаразитов юго-востока России, ч. I. Очерк организации изучения фауны эктопаразитов на Юго-Востоке. Там же, стр. 53—64.
- То же, ч. II. Материалы зимних сборов 1923/24 и 1924/25 гг. по эктопаразитам домашних животных и человека. Там же, стр. 64—75.

1926

- К вопросу о роли блох суслика в передаче чумной инфекции. Совместно с Д. А. Головым. Тр. 5-го Краевого противочумного совещания с 5 по 9 октября 1925 г., Саратов, стр. 71—77.
- Работы по изучению фауны эктопаразитов степей Юго-Востока. Там же, стр. 200—214.
- Материалы к познанию фауны эктопаразитов Юго-Востока СССР, ч. III. О блохах сусликов (и тушканчиков) в связи с их ролью в распространении чумы в Приволжских степях. Совместно с Ю. Н. Вагнером. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 5, вып. 1—2, стр. 57—116.
- On the Epidemiology of Malaria in the South-East of Russia. Tropical Diseases Bull., v. 23, No. 2, p. 137.
- Блохи сусликов как носители чумной инфекции в зимнем периоде. Совместно с Д. А. Головым. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 5, вып. 4, стр. 239—248.
- Trypanoplasma acipenseri* n. sp. — новый кровепаразит стерляди. Совместно с М. Левашовым и В. Боженко. Русск. гидробиол. журн., № 10—12, стр. 225—233.
- О роли эктопаразитов в эпидемиологии чумы на юго-востоке Европейской части СССР. ДАН СССР, стр. 225—228.

1927

- Обнаружение *Leptomonas davidi* в соке молочая в Поволжье. Русск. журн. тропич. медицины, № 1, стр. 47—49.
- К фауне и биологии блох домашних животных Средней Азии. Совместно с Н. Ефремовой. Медицинская мысль Узбекистана, № 3—4, стр. 167—174.
- Отчеты о работе Протозоологического отделения Государственного краевого института микробиологии и эпидемиологии юго-востока СССР за 1924—1925 гг., 1926—1927 гг. Напечатано в отчетах Института. Саратов, 1) стр. 18—22; 2) 20—25; 3) 1928, стр. 16—18.
- Ueber neue Aphanipteren in der Sammlung des Zoologischen Museum der Akademie der Wissenschaften. Ежег. Зоол. муз. АН СССР, т. XXVIII, вып. 3, стр. 407—439.
- Определитель родов блох в «Пособии для собирания и изучения блох (Aphaniptera)», проф. Е. Н. Павловского. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 6, вып. 2, стр. 212—219.
- Материалы к познанию фауны эктопаразитов Юго-Востока СССР, ч. IV. Блохи сурка и желтого суслика. Там же т. 6, вып. 3, стр. 316—323.

1928

- Итоги работ по изучению фауны блох на Юго-Востоке СССР. Тр. I Всес. противочумного совещания в Саратове, 1927, Саратов, стр. 204—241.
- К вопросу о роли блох грызунов Юго-Востока СССР в эпидемиологии чумы. Совместно с Д. А. Головым. Там же, стр. 102—145.
- Влияние различных условий на сохранение чумного микроба в организме блох в различных стадиях их развития. Совместно с Д. А. Головым. Там же, стр. 158—175.

1929

- Zur Systematik und Oekologie der Flöhe der Springmäuse (Dipodidae). Zool. Jahrbüch., Abt. Systematik, Bd. 58, S. 359—388.
- О выборе блох из гнезд грызунов. Лабораторная практика, № 5, стр. 5—7.

- Материалы к познанию фауны эктопаразитов юго-востока СССР, ч. V. Блохи тушканчиков (Dipodidae). VI. Блохи слепцов (Spalacidae). VII. Блохи степных хорьков Юго-Востока. Изв. Гос. микробиол. ин-та в Ростове-на-Дону, вып. 8, стр. 6—52.
- Дополнительные материалы к экологии тушканчиковых блох. Материалы к позн. фауны Нижнего Поволжья, вып. 4, Саратов, стр. 113—121.
- Работы по изучению зараженности чумой блох сусликов в естественных условиях. II. Наблюдения над зараженностью сусликовых блох во время чумной эпизоотии 1928 г. Совместно с М. П. Покровской. Изв. Гос. микробиол. ин-та в Ростове-на-Дону, вып. 9, стр. 137—152.
- Отчет о работе паразитологического отделения Ростовского микробиологического института за 1928 г. Там же, стр. 20—25.
- Опыты с блохами человеческого жилища как носителями чумной инфекции. Совместно с М. П. Покровской. Там же, стр. 126—136.
- Очерк создания Северо-Кавказской противочумной организации. Там же, стр. 8—16. Приложения совместно с В. И. Кузеньковым. Там же, стр. 173—186.

1930

- О методе установления чумных эпизоотий среди сусликов. Совместно с М. П. Покровской. Лабораторная практика, № 1, стр. 17—18.
- К фауне и экологии блох лесостепи. Совместно с В. Е. Тифловым. Паразитол. сб. Зоол. муз. АН СССР, 1, стр. 193—227.
- Zur Morphologie der Parasiten der *Malaria tropica* (*Plasmodium immaculatum* Gr. et. Fel.). Centralblatt f. Bakteriologie, 1 Abt., 116, S. 226—241.
- Ueber *Xenopsylla conformis* W. und einige verwandte Aphaniptera Arten. Zool. Anz., Bd. 92, S. 191—206.

1932

- Наблюдения над биологией блох. Совместно с В. Е. Тифловым. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 11, вып. 2, стр. 95—117.
- Борьба с малярией в Северо-Кавказском крае в 1931 г. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 1, вып. 1, стр. 59.

1933

- Материалы для составления подробной инструкции по организации противомаларийных гидротехнических работ. а) Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 2, вып. 6, стр. 422—448; б) в сб. Борьба с малярией и водный фактор, Госмедиздат.
- К изучению фауны блох Забайкальского эндемического очага чумы. Совместно с А. Скородумовым. Сб. работ противочумн. организации Восточносибирского края за 1929—1931 гг., Иркутск, стр. 88—108.
- Краткий очерк научной работы по эпидемиологии и паразитологии малярии и некоторым другим отделам паразитологии на Северном Кавказе за годы после Октябрьской революции. Частично напечатано в сб.: 13 лет научной медицины на Северном Кавказе, Ростов.
- Псевдотуберкулез. Совместно с М. П. Покровской. Большая медицинская энциклопедия, т. 27, стр. 645—650.

1934

- Материалы к изучению фауны блох СССР. I. Род *Stenoponia* J. et. R. Совместно с В. Е. Тифловым. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 12, вып. 3 (1933), стр. 199—210.
- То же. II. Роды *Coptopsylla* и *Chaetopsylla*. Там же, т. 12, вып. 4 (1933), стр. 303—321.

- Zur Kenntniss der Flöhe Russlands insbesondere der Gattungen *Stenoponia* J. et R., *Coptosylla* J. et R. und *Chaetopsylla* Koh. Совместно с В. Е. Тифловым. Zeitschr. f. Parasitenkunde, t. 7, Nr. 3, S. 363—391.
- Памятка по борьбе с малярией в колхозах и совхозах, Азчериздат, Ростов-на-Дону, стр. 3—101.
- Ueber das Schicksal der Bacillen des Zieseltyphus im Organismus der Flöhe. Совместно с М. П. Покровской. Zeitschr. f. Hyg. u. Infect. ionkr., 116, 3, S. 248—252.
- Die Flöhe Armeniens. Совместно с А. И. Аргиропуло. Zeitschr. f. Para- sitenkunde, t. 7, Nr. 2, S. 138—166.
- Определитель родов блох, встречающихся в СССР, их распространение и основные хозяева. В кн.: Павловский Е. Н. Курс паразитологии чело- века, Биомедгиз, стр. 418—425.
- Памятка по борьбе с малярией. Краснодар, стр. 1—80 (на адыгейск. яз.).
- О судьбе бацилла сусликового тифа в организме блох. Совместно с М. П. Покровской. а) Тр. Всес. ин-та с.-х. микробиологии, т. V, стр. 222—230, 1933 г.; б) в сб.: Борьба с грызунами в степях Предкавказья, Азчериздат, стр. 101—109.

1935

- Мышиные блохи во время массового размножения мышей. Сб.: Борьба с грызунами в степях Предкавказья, Азчериздат, стр. 110—112.
- Противомалярийни гидротехнични работи. Держмедвидав, Київ, стр. 1—42.
- Про боротьби з малярією в колгоспах та радгоспах. Держмедвидав, Київ, стр. 1—11.
- Памятка по борьбе с малярией. Орджоникидзе, стр. 1—70 (на осе- тинск. яз.).
- Материалы к познанию фауны эктопаразитов юго-востока СССР, ч. VIII. Блохи слепушонки (*Ellobius talpinus*). Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 14, вып. 1, стр. 79—86.
- Новые материалы по фауне блох Забайкальского очага чумы. Совместно с А. М. Скородумовым и З. С. Эрлих. Изв. Гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, т. II, стр. 20—24.
- Суслик. Совместно с Н. Калабуховым и М. Покровской. Боль- шая медицинская энциклопедия, т. 32, стр. 81—83.

1936

- Боротьба з малярією. Довідник для боніфікаторів та дільничного мед- персоналу. Держмедвидав, Київ, стр. 3—124.
- Памятка по борьбе с малярией в колхозах и совхозах. 2-е испр. и доп. изд., Севкавгиз, Пятигорск, стр. 1—195.
- Материалы по изучению паразитов и врагов блох. Совместно с Д. Н. За- сухинным и В. Е. Тифловым. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 15, вып. 1, стр. 27—44.
- О географическом распространении сусликовых блох в связи с историей расселения сусликов. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. VI, стр. 313—361.
- Zur Systematik der Flöhe aus Unterfamilie Ceratophyllinae. Zeitschr. f. Para- sitenkunde, t. 9, Nr. 1, S. 73—124 (и в № 3 поправки).

1937

- О двух недавно изданных пособиях для определения блох. Совместно с В. Е. Тифловым. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 15, вып. 3—4 (1936), стр. 485—489.

Блохи коллекции Мочульского Зоологического музея Московского государственного университета. Сб. тр. Гос. зоол. муз. (при МГУ), т. 3, стр. 229—233.

Комары — передатчики малярии и борьба с ними. Сб.: Малярийный комар и меры борьбы с ним, Азчериздат, стр. 5—116.

Об организации противомаларийных гидротехнических работ. Там же, стр. 117—153.

Распространение сусликов вида *Citellus pygmaeus* в пределах Орджоникидзевского края. Совместно с В. П. Бабенышевым, Н. Б. Бирулей, Б. Д. Бесединым и др. Зоол. журн., т. 16, № 4, стр. 736—739.

Блохи из нор в окрестностях Ашхабада. Совместно с В. П. Власовым. Тр. Совета по изуч. производит. сил, сер. туркмен., вып. 9, стр. 277—282.

1938

Пособие для определения блох Arhaniptera юго-востока Европейской части СССР. Совместно с В. Е. Тифловым, Саратов, стр. 1—116.

Разбор книги профессора Е. Н. Павловского «Курс паразитологии человека» (отделы: общий, малярия, комары, блохи). Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 7, вып. 2, стр. 266—276.

Наблюдения над судьбой блох в гнездах сусликов в районах сплошных затравок. Совместно с В. П. Бабенышевым, О. А. Фединой и др. Там же, стр. 467—474.

1939

Материалы к изучению блох. III. Род *Amphipsylla* W. Совместно с В. Е. Тифловым. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 16, вып. 3—4, 1937 (1939), стр. 401—436.

Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. а) Совещание по паразитол. проблемам, декабрь 1939 г. Тез. докл., изд. АН СССР, стр. 18—19; б) Зоол. журн., т. 19, № 2, 1940, стр. 325—353.

1940

О некоторых новых или малоизвестных видах блох (Arhaniptera). Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. 7, стр. 210—229.

Об исследованиях эктопаразитов при обследовании эпизоотий на грызунах. Совместно с М. П. Покровской. Лабораторная практика, № 9, стр. 12—14.

Материалы к изучению блох (Arhaniptera). IV. Дополнительные замечания о роде *Coptosylla*. Явление паразитарной кастрации у блох. Совместно с В. Е. Тифловым. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 19, вып. 1, стр. 98—103.

1941

Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, стр. 1—116.

Туляремия. Газ. «Ордж. Правда», 4/I.

1943

Эпизоотии туляремии и методика их обнаружения. Совместно с В. Н. Тер-Вартановым, Л. С. Кагановой и др. Микробиол., эпидемиол. и иммунобиол., № 7—8, стр. 44—59 (напечатано с искажающими сокращениями).

1944

О блохе забайкальского суслика. Совместно с З. С. Эрлих. Изв. Иркут. гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. 5, стр. 184—191.
Очередные задачи паразитологической работы противочумной организации. Тез. докл. Научной конференции по чуме и т. д. Саратов (напечатано с сокращениями).

1946

Отзыв о книге В. Н. Беклемишева «Экология малярийного комара». Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 15, вып. 4, стр. 105—106.
Новые виды блох (Aphaniptera). Совместно с В. Е. Тифловым, А. И. Аргиропуло, О. А. Фединой и др. Там же, стр. 85—94 (и исправления в вып. 6).

1947

Алакерт. а) Тр. Биол. ин-та Киргиз. фил. АН СССР, вып. 1, стр. 111—135;
б) в сб.: Эктопаразиты, вып. 2, 1950, стр. 4—29.

1948

К изучению фауны и экологии грызунов Кавказа и их эктопаразитов. Тр. Зоол. ин-та АН Груз. ССР, т. 7, стр. 289—315.
Новые афаниптерологические находки. Природа, № 10, стр. 80—81.
Определитель родов блох, встречающихся в СССР, их распределение и хозяева. В кн.: Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека, т. II, стр. 670—677.

1949

Очередные задачи изучения фауны и экологии блох. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 18, вып. 2, стр. 167—172.
Изучение активности переносчиков. Там же, вып. 5, стр. 396—409 (опечатки и исправления в вып. 1 за 1950 г.).
О блохах сурка Мензбира и их значении для освещения зоогеографических вопросов. Совместно с П. Я. Янушко. Изв. АН Казах. ССР, сер. паразитол., вып. 7, стр. 118—119.
Aphaniptera Киргизии. В сб.: Эктопаразиты, вып. 1, стр. 1—212.
О сравнительной восприимчивости некоторых видов грызунов к чумной инфекции. Совместно с Л. С. Кагановой. Изв. Иркут. гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. 7, стр. 107—113.

1950

Материалы к изучению блох. V. Род *Rhadinopsylla* J. et R. Совместно с В. Е. Тифловым. В сб.: Эктопаразиты, вып. 2, стр. 44—73.
К изучению фауны блох Алтая. Изв. АН Казах. ССР, сер. паразитол., вып. 8, стр. 41—53.
Пятое добавление к Вагнеровскому каталогу палеарктических Aphaniptera. Совместно с Б. А. Ростигаевым. В сб.: Эктопаразиты, вып. 2, стр. 166—187.
К изучению блох Уссурийско-Приханкайской равнины и хребта Сихотэ-Алиня. Совместно с В. Б. Дубининым и О. И. Желудковой. В сб.: Эктопаразиты, вып. 2, стр. 30—43.

Паразитология — переносчики острых инфекций. Сб. рефератов и аннотаций из иностранной литературы. Совместно с В. Е. Тифловым и др. Изд. иностр. ли-ры, вып. 1 (VIII), стр. 47—78 и 80—84.

Новые виды блох (Aphaniptera). Сообщение II. Совместно с О. И. Скалон, З. М. Вовчинской, Н. Ф. Дарской, Н. Д. Емельяновой, Э. В. Исаевой-Гурвич, Б. А. Ростигаевым, Р. Ф. Савенко, Е. Ф. Сосниной, П. Т. Сычевским. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 19, вып. 3, стр. 268—273.

1952

К фауне блох Таджикистана. Совместно с Е. Ф. Сосниной. Тр. АН Тадж. ССР, т. 5, стр. 87—96.

1953

Новые случаи видообразования у блох при перемене хозяина. ДАН СССР, т. 89, № 1, стр. 189—192.

Новые виды блох (Suctoria — Aphaniptera). Сообщение 3. Совместно с Н. Гершкович, Е. Загнибородовой и др. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, вып. 5, стр. 460—465.

Определитель видов блох рода *Coptosylla*. Изв. АН Туркм. ССР, № 4, стр. 59—67.

1954

Определитель афаниптера (Suctoria — Aphaniptera) Юго-Востока СССР. Совместно с В. Е. Тифловым. Ставрополь.

Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. Совместно с О. И. Скалон. Медгиз, стр. 1—275.

Блохи Среднего Поволжья. Тр. Каз. фил. АН СССР, сер. биол., вып. 3, стр. 231—239.

1956

Блохи Беловежской Пуши (с замечаниями о географии блох лесной зоны севера Европы). Настоящий сборник.

Потери среди афаниптерологов за последние годы. Настоящий сборник.

***IXODES LIVIDUS* КОСН КАК ПРЕДСТАВИТЕЛЬ НОРОВЫХ КЛЕЩЕЙ-ИКСОДИД**

Л. В. Глащинская-Бабенко

В связи с работами по изучению энцефалитов, клещевых сыпнотифозных лихорадок, туляремии и других зоонозов в нашей стране исследователи столкнулись с почти полной неизученностью иксодовых клещей — паразитов млекопитающих и птиц, обитающих в норах, гнездах и иного рода закрытых убежищах. В то же время даже немногочисленные наблюдения, имеющиеся в этом направлении, указывают на несомненно важную роль норových клещей в эпидемиологии ряда заболеваний. Так например, Голов и Князевский (по Колпаковой и Липперт, 1930) обнаружили в гнездах суслика спонтанно зараженных чумой *Rhipicephalus schulzei* Ol. и *Ixodes autumnalis* Leach., а Тихомиров и Никаноров (по тем же авторам) экспериментально заразили чумой от тарабагана *I. autumnalis*. Есть данные о хранении *Bacterium tularense* обитателем гнезд водяной крысы — *Ixodes apronophorus* P. Sch. и т. п. Таким образом, среди норových клещей, очевидно, есть формы, поддерживающие существование природных очагов заболеваний наряду с открыто живущими переносчиками. Несомненно, что для выяснения роли норových паразитов в распространении возбудителей заболеваний, а также для выработки методов профилактики заболеваний и правильной организации борьбы с клещами-переносчиками, необходимо детальное изучение всех особенностей их биологии, связанных с обитанием в своеобразных экологических условиях.

Однако изучение норových иксодид представляет не только чисто практический интерес. Несомненно также и его теоретическое значение. Так, детальное исследование морфологии иксодид может облегчить решение вопросов сегментального состава их тела и их филогении. Изучение же биологии клещей, обитающих в гнездах различных животных, даст материал для дальнейшей разработки сравнительной паразитологии крово-

сосущих членистоногих (Беклемишев, 1942, 1945). Таким образом, перед акарологами встала настоятельная необходимость вплотную заняться изучением группы норových иксодид, их систематики и биологии.

Как показали работы прошлых лет, среди клещей — обитателей гнезд, особенно многочисленны представители рода *Ixodes*, о систематическом положении которых известно еще очень мало. Например, под названием *Ixodes crenulatus* Koch (*hexagonus* Leach.), по Натталлу и Уорбартону (Nuttall a. o., 1911), в определителе клещей Б. И. Померанцева (1946) объединены несколько обитающих в нашей фауне форм, относящихся к группе *crenulatus* (*autumnalis* по Schulze, 1937). В Германии П. Шульце и Е. Шлоттке (Schulze und Schlottke, 1929) и П. Шульце (Schulze, 1937) описали свыше 10 видов и подвигов клещей этой группы. Однако описания их очень поверхностны и неточны, в связи с чем часто возникает сомнение в обоснованности выделенных ими таксономических единиц. Таким образом, вопрос о систематике группы норových клещей из рода *Ixodes* в настоящее время остается открытым и требует серьезного внимания.

Начиная изучение этой группы, мы остановились на *Ixodes lividus* Koch, который, как показали предварительные обследования, является обычным обитателем нор береговых ласточек в средней полосе Европейской части Советского Союза. *Ixodes lividus* не описывался в отечественной литературе и даже не числится в фауне клещей СССР, хотя представляется нам удобным и интересным объектом для изучения норových клещей. Своеобразие и доступность мест обитания клеща дает возможность изучить его развитие в естественных условиях и получить массовый материал. Принадлежность же к малоизученной экологической группе, имеющей, возможно, важное эпидемиологическое значение, ставит перед исследователем интересную как в теоретическом, так и в практическом смысле, задачу¹.

Первая часть нашей работы посвящена детальному описанию морфологии каждой стадии развития *Ixodes lividus* с применением ряда методов, новых для систематики иксодид (метод хетологического анализа, изучение органов чувств). Во второй части мы приводим краткие данные по биологии хозяина клеща — береговой ласточки и о микроклиматических условиях в местах его обитания, затем излагается биология

¹ Сравнительно недавно в печати появилась статья Г. В. Кошечкиной (1950), в которой автор указывает на важное эпидемиологическое значение *Ixodex crenulatus*, систематически и по образу жизни чрезвычайно близкого к *I. lividus*.

самого паразита. В заключение дан сравнительно-паразитологический анализ жизненной схемы *Ixodes lividus*, и сделана попытка классифицировать различные жизненные схемы внутри семейства Ixodidae.

Настоящая работа выполнена под непосредственным руководством заведующего клещевой лабораторией сектора изучения кровососущих членистоногих М. В. Поспеловой-Штром, которой приношу свою искреннюю благодарность. Пользуюсь случаем принести глубокую благодарность также заведующему сектором проф. В. Н. Беклемишеву и директору Института малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии проф. П. Г. Сергиеву за общее руководство работой и многие ценные указания.

МОРФОЛОГИЯ *IXODES LIVIDUS* KOCH

Личинка

Общая длина тела личинки достигает 0,540 мм, считая от углов скапул до заднего края тела. Ширина его лишь немногим менее длины (0,440 мм), вследствие чего личинки кажутся почти округлыми. Наиболее широкая часть тела расположена несколько кзади от кокс III.

Щиток (scutum) (рис. 1, а) неправильно овальной формы. Длина его, считая от вершин скапул, равна 0,275 мм, наибольшая ширина равна длине. Кзади щиток постепенно суживается, в задней трети его можно заметить слабый перехват. Ширина щитка в этом месте достигает 0,165 мм. Скапулы небольшие, округленные. Поверхность их морщинистая. Задний конец щитка также закруглен. Окраска щитка светлая, желто-коричневая. Цервикальные бороздки глубокие, ясные. В передней части они почти параллельны, за серединой щитка расходятся и доходят до боковых краев щитка у перехвата. Пунктировка на щитке отсутствует. Поверхность кутикулы имеет ромбическую структуру; при рассматривании под биноклем это придает поверхности щитка шагреневый вид.

Половая бороздка (рис. 2) намечена в своей задней части. Ветви бороздки расходящиеся; в тех местах, где они достигают заднего края тела, на последнем имеются выемки. Такие же выемки имеются и у места окончаний ветвей анальной бороздки, также расходящихся кзади от анального отверстия. Таким образом, на заднем крае тела имеются четыре насечки.

Анус (рис. 2) располагается в задней трети брюшной части тела. Он представляет собой продольную щель, лежащую между двумя полукруглыми лопастями клапана. Края, которыми лопасти клапана соприкасаются, неправильно извилисты

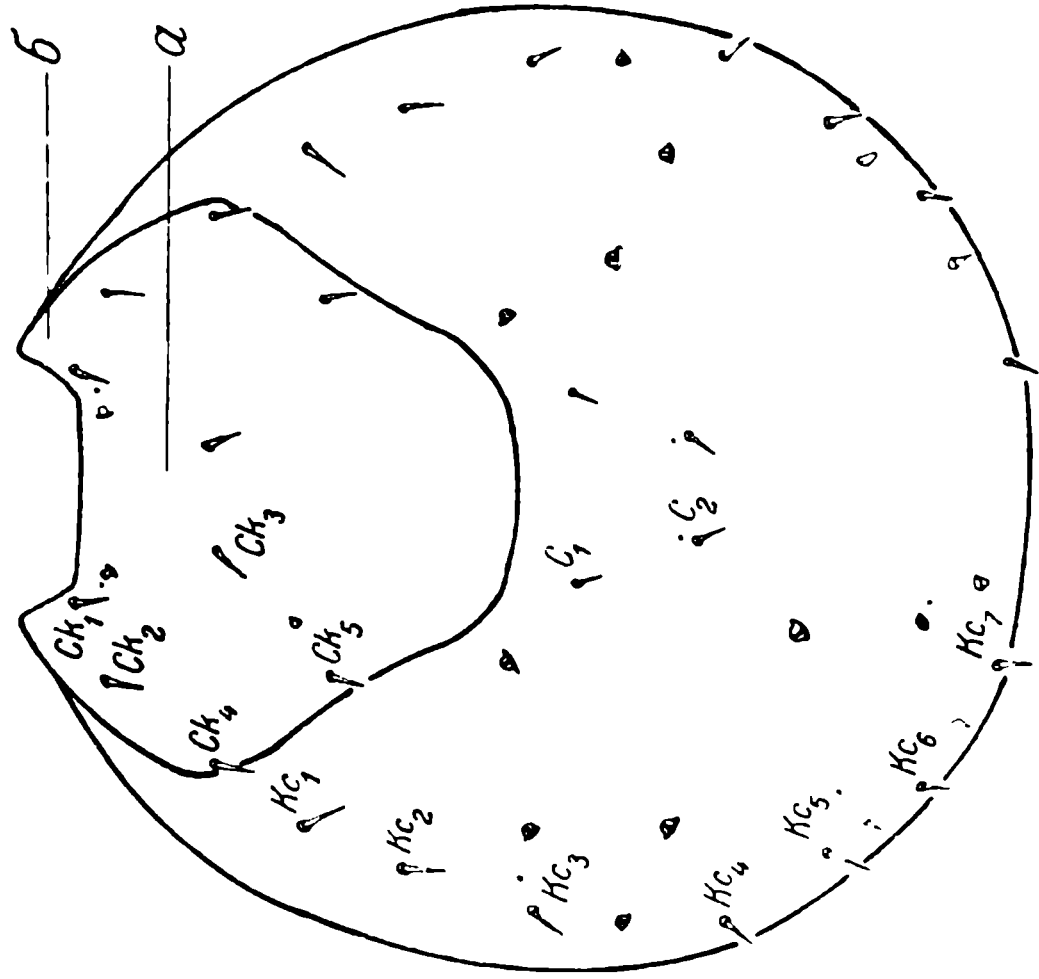


Рис. 1. Личинка *Ixodes lividus* со спинной стороны:
а — щиток; б — скапула

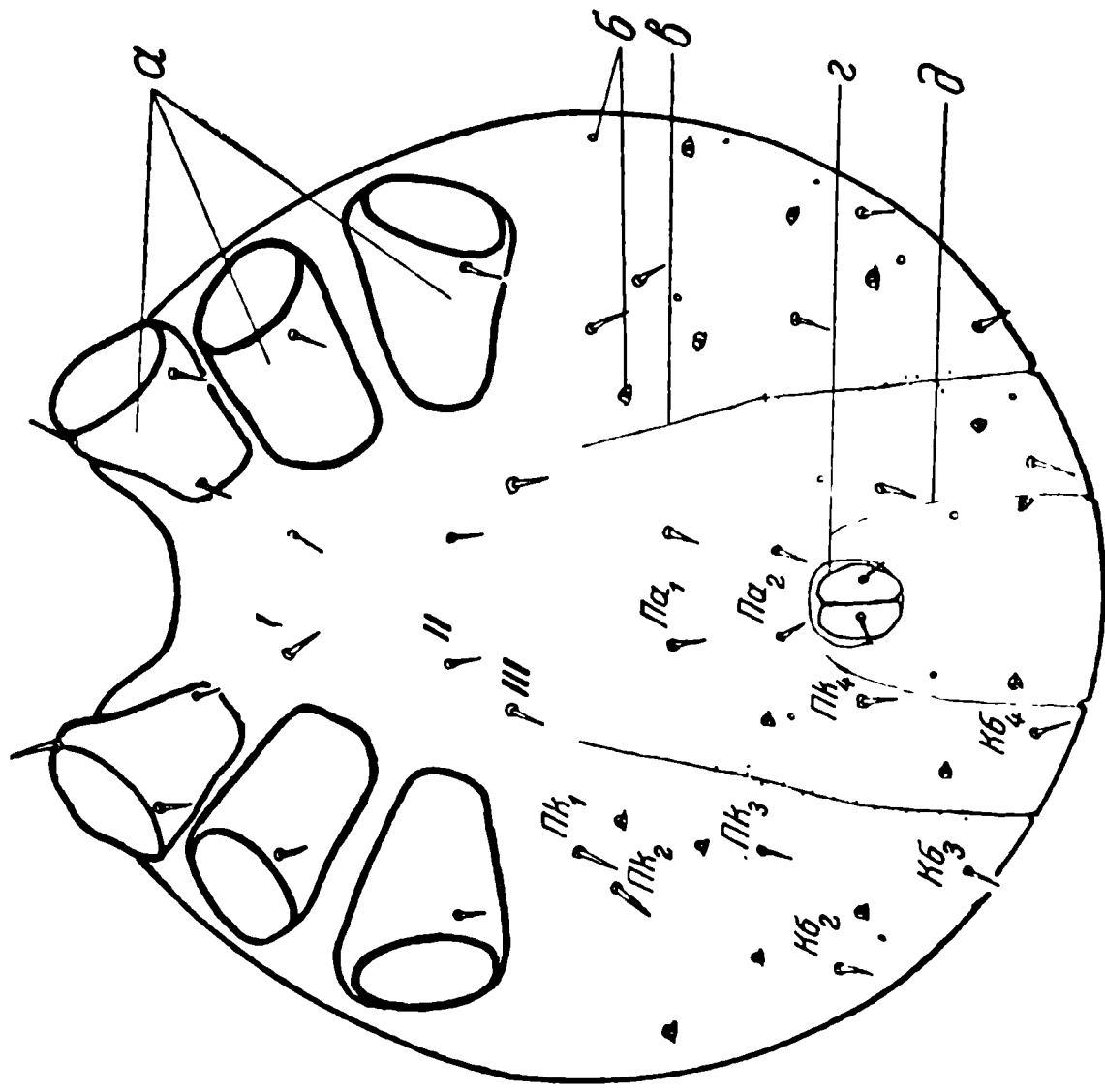


Рис. 2. Личинка *Ixodes lividus* с брюшной стороны:
а — коксы; б — кожные органы чувств; в — половая бороздка;
г — анус; д — анальная бороздка

и заходят один за другой. Клапан, как обычно у личинок, несет одну пару щетинок, прикрепленных почти посредине каждой лопасти. Щетинки длинные, выступают за пределы анального кольца, окружающего анальный клапан. Анальное кольцо в передней части шире, чем в боковой и задней. Продольный диаметр ануса — 0,047 мм, поперечный — 0,044 мм.

Хетотаксия тела. Систематика личинок иксодид ощущает острый недостаток в надежных признаках, пользуясь которыми можно было бы диагностировать эти стадии клещей. В поисках таких признаков мы обратились к методу хетологического анализа, предложенному А. А. Захваткиным для систематики мелких клещей.

Изучение хетотаксии тела личинок иксодид до нас никем не проводилось. Поэтому, чтобы иметь материал для сравнения, мы принуждены были детально рассмотреть хетотаксию не только *Ixodes lividus*, но и некоторых других представителей Ixodidae. Сравнение строения хетомов (наборов туловищных хет) у различных особей внутри видов и у разных видов и родов позволило установить существование единого для всего семейства ортотрихичного набора хет. У каждого отдельного рода и даже вида (в пределах просмотренного нами материала) хетом представлен особым вариантом и лишь в незначительной степени подвержен индивидуальной изменчивости. Хеты располагаются симметрично на правой и левой сторонах тела, так что каждый элемент хетомы представлен парой хет.

Для удобства изучения хетотаксии мы ввели условную номенклатуру комплексов и отдельных пар хет, основанную на топографическом принципе без установления гомологий с хетами других групп клещей (рис. 1—3).

С п и н н а я с т о р о н а т е л а л и ч и н к и. Скутальные хеты, расположенные на щитке ($Ск_1 - 5$). До 5 пар. Хеты, расположенные на аллоскутуме, группируются в три комплекса. Краевые спинные хеты ($Кс_1 - 8$). До 8 пар. Срединные спинные хеты ($С_1 - 4$). До 4 пар. Добавочные хеты ($Д$). 1 пара может отсутствовать.

Б р ю ш н а я с т о р о н а. Стернальные хеты, расположенные в промежутке между коксами I—III. Всегда 3 пары. Кзади от третьей пары кокс располагаются три комплекса хет. Преданальные хеты ($Па_1 - 3$). До 3 пар. Предкраевые хеты ($Пк_1 - 4$). Всегда 4 пары. Краевые брюшные хеты ($Кб_1 - 5$). До 5 пар.

На табл. 1 представлены числа элементов в каждом из комплексов, входящих в состав хетомы личинок различных иксодид. Как видно, число стернальных (I—III) и предкраевых брюшных ($Пк_1 - 4$) хет у всех рассмотренных видов совершенно постоянно. По числу скутальных ($Ск$) и краевых спинных

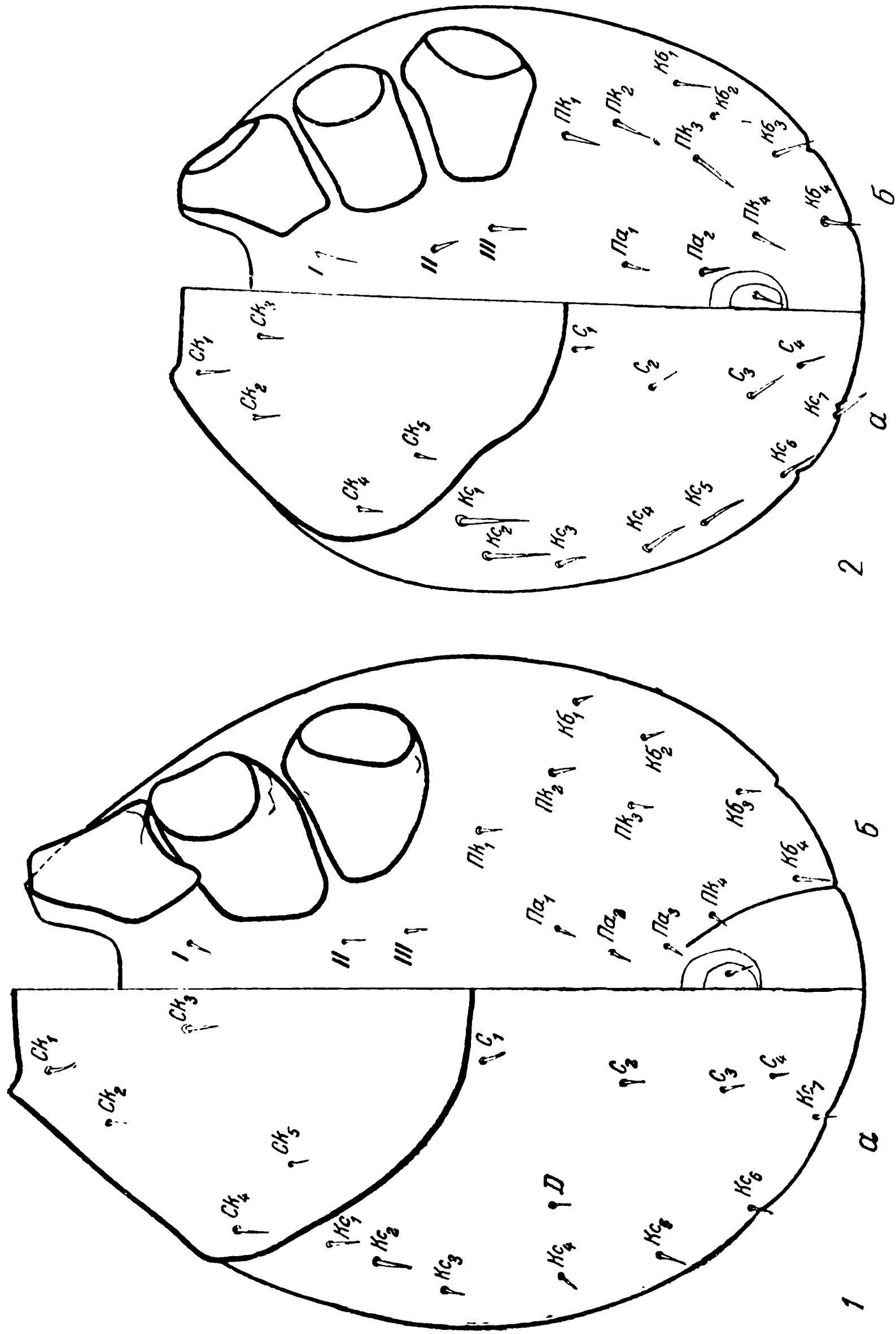


Рис. 3. Личинка: 1 — *Ixodes persulcatus* (Новосибирская обл.); 2 — *I. ricinus* (Сухуми);

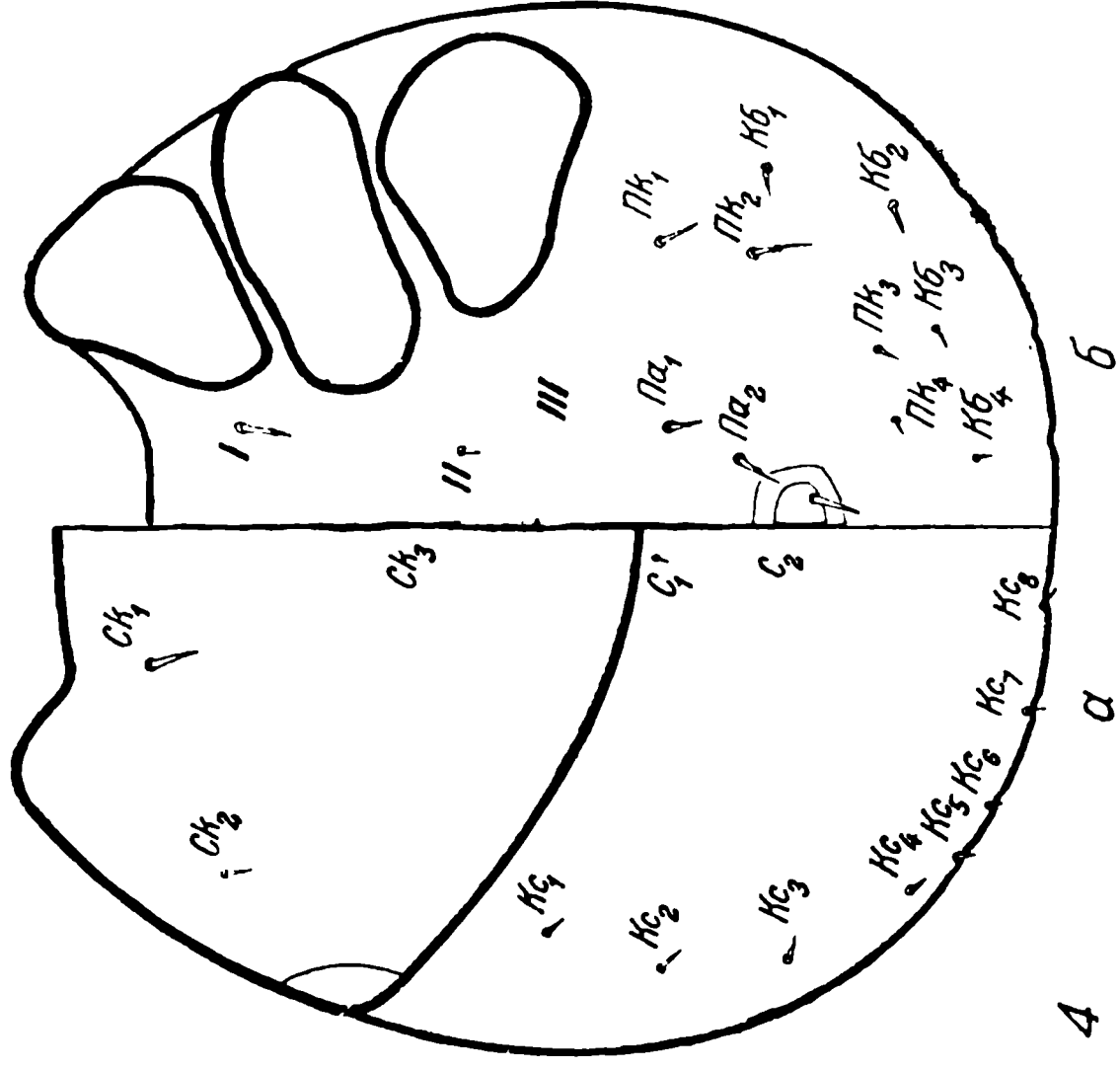
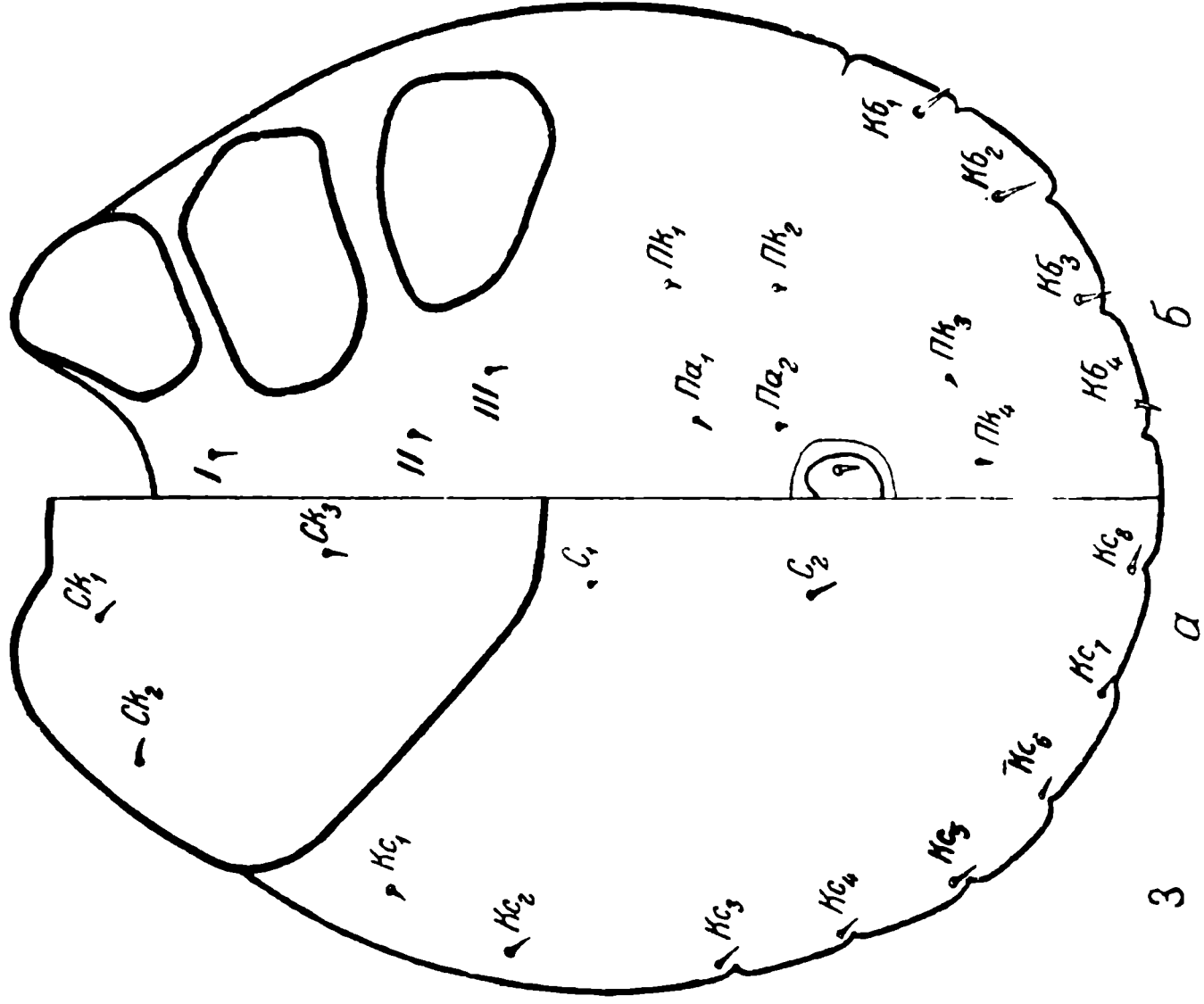


Рис. 3: 3 — *Haemaphysalis punctata*; 4 — *Boophilus calcaratus*;

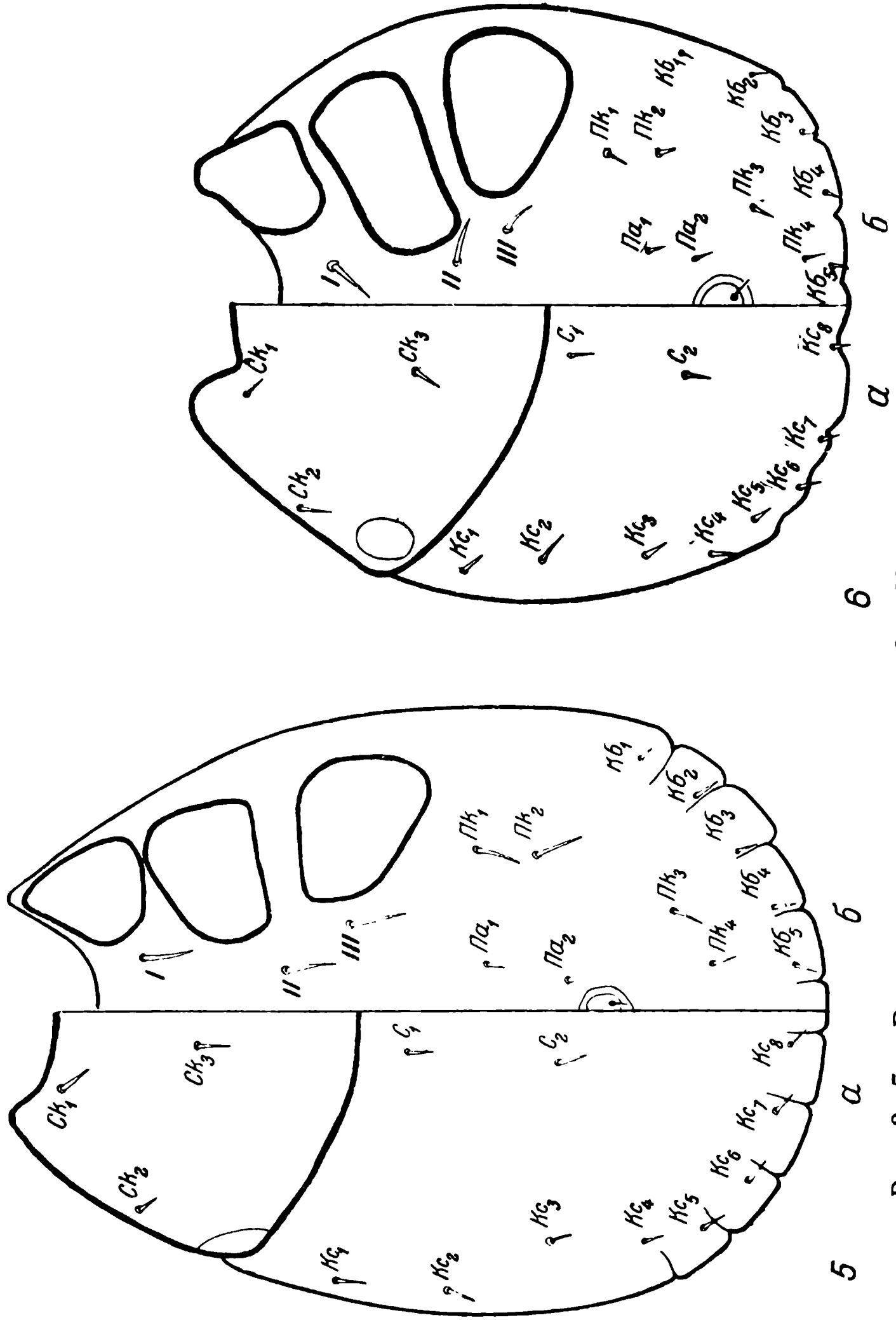


FIG. 3: 5 — *Dermacentor marginatus*; 6 — *Hyalomma anatolicum excavatum*;

(Кс) хет эти виды образуют две резко обособленные группы. Первая группа включает виды рода *Ixodes* (группа Prostriaia, по Б. И. Померанцеву), обладающие 5 парами скутальных и 6—7 парами краевых спинных хет; ко второй относятся все представители группы Metastriata, по Б. И. Померанцеву, имеющие 3 пары скутальных и 8 пар краевых спинных хет.

Все рассмотренные нами виды рода *Ixodes* по числу хет в комплексах отчетливо различаются между собой. Личинки *I. lividus*, например, обладают нормальным для группы числом скутальных ($Ск_{1-5}$) и краевых спинных ($Кс_{1-7}$) хет, 2 парами преданальных ($Па_{1-2}$), 3 парами краевых брюшных ($Кб_{1-3}$) и 2 парами срединных спинных ($С_{1-2}$). Дополнительная пара хет (Д) отсутствует. По числу С и Кб *Ixodes lividus* близок к *I. trianguliceps*, однако отличается от него 7 парами Кс и 2 парами Па

(табл. 1). Иначе обстоит дело в группе Metastriata. Здесь намечаются две подгруппы родов, различающихся между собой только числом Кб; с одной стороны, роды *Dermacentor*, *Hyalomma* и *Rhipicephalus* с 5 парами Кб (рис. 3, 5, 6, 7), с другой — *Haemaphysalis* с 4 парами Кб (рис. 3, 3). Среди личинок *Boophilus calcaratus* (рис. 3, 4) встречаются особи как с 5, так и с 4 парами Кб, т. е. число этих хет у них не строго фиксировано. Б. И. Померанцев (1936, 1947) на основании хетотаксии анального клапана у имаго иксодид предлагал выделить роды *Haemaphysalis* и *Boophilus* в особую трибу *Haemaphysalini*, в противовес трибе *Amblyommatini*, включающей остальные роды группы Metastriata. Найденные нами различия в хетотаксии личинок этих групп родов подтверждают справедливость взглядов Б. И. Померанцева.

Сравнительное изучение топографии и относительных размеров хет у личинок рассмотренных видов показало наличие

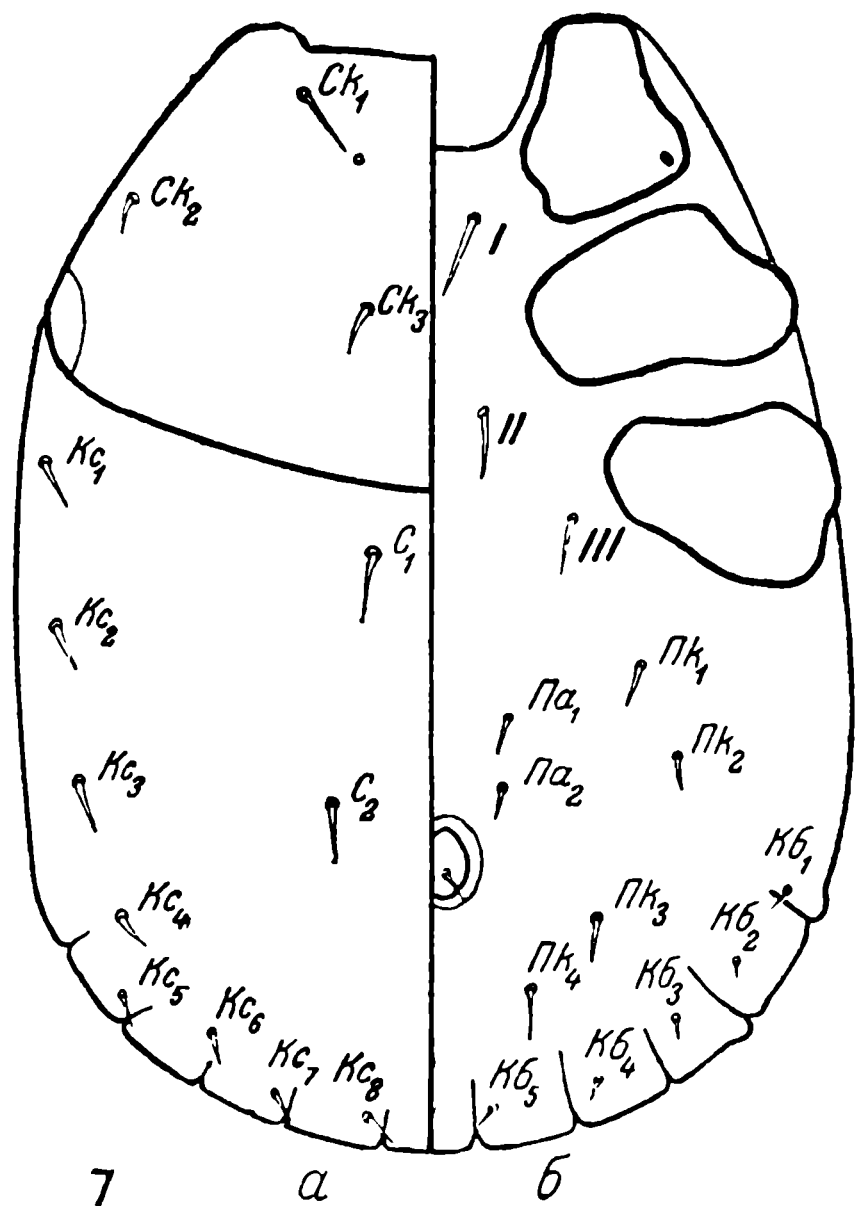


Рис. 3: 7 — *Rhipicephalus sanguineus*; а — со спинной стороны; б — с брюшной стороны

четких родовых, а в некоторых случаях даже видовых отличий и в группе *Metastriata*. В качестве иллюстрации сказанного может служить определительная таблица для имевшихся в нашем распоряжении личинок, составленная по одним признакам хетотаксии (Глащинская-Бабенко, 1949). Включая огра-

Т а б л и ц а 1

Расположение хет на теле личинок сем. *Ixodidae*

Вид клеща	Название комплекса хет							
	Ск	Кс	С	Дс	стерналь- ные I—III	Па	Пк	Кб
<i>Ixodes lividus</i> Koch	5	7	2	—	3	2	4	3
<i>I. persulcatus</i> P. Sch. (Ново- сибирская область)	5	7	4	1	3	3 или 2	4	4
<i>I. persulcatus</i> P. Sch. (ДВК)	5	7	3	1	3	2	4	4
<i>I. ricinus</i> L.	5	7	3	—	3	2	4	4
<i>I. trianguliceps</i> Bir.	5	6	2	—	3	3	4	3
<i>Haemaphysalis punctata</i> Can. et Fanz	3	8	2	—	3	2	4	4
<i>H. warburtoni</i> Nutt	3	8	2	—	3	2	4	4
<i>Boophilus calcaratus</i> Bir	3	8	2	—	3	2	4	4+1
<i>Dermacentor marginatus</i> Sulz. ¹	3	8	2	—	3	2	4	5
<i>D. silvarum</i> Olen	3	8	2	—	3	2	4	5
<i>D. nuttalli</i> Olen.	3	8	2	—	3	2	4	5
<i>Hyalomma plumbeum</i> Panz.	3	8	2	—	3	2	4	5
<i>H. anatolicum excavatum</i> Koch.	3	8	2	—	3	2	4	5
<i>Rhipicephalus sanguineus</i> Latr.	3	8	2	—	3	2	4	5
<i>R. bursa</i> Can. et. Fanz	3	8	2	—	3	2	4	5

¹ После окончательного оформления настоящей работы, в печати появилась статья Б. В. Лотоцкого (1949), посвященная хетотаксии личинок двух видов р. *Dermacentor*, в том числе *D. marginatus* Sulz, рассмотренного также и нами (Глащинская-Бабенко, 1949). Данные, полученные Б. В. Лотоцким, значительно расходятся с нашими. Так, у *D. marginatus*, по его данным, отсутствует первая краевая спинная хета *Kc*₁, а *Kc*₂ смещена к средней линии; с другой стороны, на месте хет *PL*, *ANl*₂ и *VE*₃ (по номенклатуре Б. В. Лотоцкого) у наших экземпляров располагаются кожные органы чувств, на первый взгляд напоминающие основания хет. Объясняются ли эти различия принадлежностью рассмотренных форм к разным географическим расам (наш материал из Новосибирской области) или иными причинами — сказать трудно. Во всяком случае у наших экземпляров *D. marginatus* индивидуальная изменчивость была незначительной и касалась практически только размеров хет. Первая преданальная пара хет (*Pa*₁ по нашей номенклатуре) отнесена Б. В. Лотоцким к грудному комплексу, что кажется нам неправильным. Три пары стернальных хет у личинки — признак весьма постоянный в надсемействе *Ixodoidea* (*Argasidae* — Поспелова-Штром, 1953; *Ixodidae* — Глащинская-Бабенко, 1949) IV пара грудных хет у *Ixodidae* появляется на стадии нимфы (рис. 14).

ниченное число видов, эта таблица, несомненно, не может служить практическим определителем. При составлении ее нашей целью было лишь наглядно показать видовые и родовые отличия в строении хетома личинок, подчеркнуть принципиальную возможность практического использования названных отличий для систематики и указать на необходимость введения хетологического метода изучения в практику таксономических исследований личинок иксодид.

В 1949 г. появилась статья Д. Р. Артура (Arthur, 1949), в которой автор, разбирая строение щитка *Ixodes ricinus*, останавливается на его хетотаксии. Вполне соглашаясь с Д. Р. Артуром в его высокой оценке значения хетотаксии щитка (а по нашим данным, не только щитка) для диагностики видов личинок иксодид, мы не можем принять ряд неверных его положений. Так, нам кажется неправильным называть личиночные хеты первичными, а хеты, впервые появляющиеся у нимф, вторичными. Далее Д. Р. Артур утверждает, что хеты на щитке крупнее хет, расположенных за его пределами. Наши наблюдения показали совершенно обратную картину: наиболее длинными у *Ixodes ricinus* оказались хеты Kc_1 и Kc_2 , лежащие за пределами щитка. Мы не можем также согласиться с предложенной Д. Р. Артуром номенклатурой хет, так как она излишне усложнена обозначением разными цифрами хет обеих половин щитка. Совершенно достаточно дать наименование паре хет, а не каждому партнеру пары.

Однако наибольшие возражения вызывает взгляд Д. Р. Артура на кожные органы чувств, которые он совершенно неправильно считает особыми типами хет (тип «альфа» и тип «бэта»). Объясняется это, очевидно, тем, что Д. Р. Артур недостаточно тщательно проверил установку микрометрического винта и принял внутрикутикулярные полости кожных органов чувств за выступающие над поверхностью кутикулы шипообразные (типа «бэта») и колоколообразные (типа «альфа») хеты. Наше описание кожных органов чувств мы приводим ниже.

Кожные органы чувств. У личинок *Ixodes lividus* помимо чувствительных волосков (см. о хетотаксии) имеется еще три типа кожных органов чувств.

1. Обычные лировидные органы (рис. 4, а), встречающиеся и у гамазидных клещей (Захваткин, 1941). Органы эти представляют собой небольшие округлые полости внутри кутикулы, диаметр которых близок к диаметру оснований туловищных хет (по Д. Р. Артуру, это хеты типа «бэта»); они, как правило, располагаются не строго симметрично на правой и левой половинах тела и открываются наружу ясно заметной щелью. Число таких органов не постоянно: на спинной стороне

тела располагается 15—18 пар их, а на брюшной 5—8. Иногда один из партнеров может отсутствовать.

2. Большое число очень мелких пор, до сих пор, повидимому, не описанных. Расположены они по бокам от ануса на ветвях половой бороздки (в изгибе кутикулы) без определенного порядка.

3. Своеобразные органы, напоминающие по внешнему виду *sensilla auriformia*, описанные П. Шульце (Schulze, 1942b) для

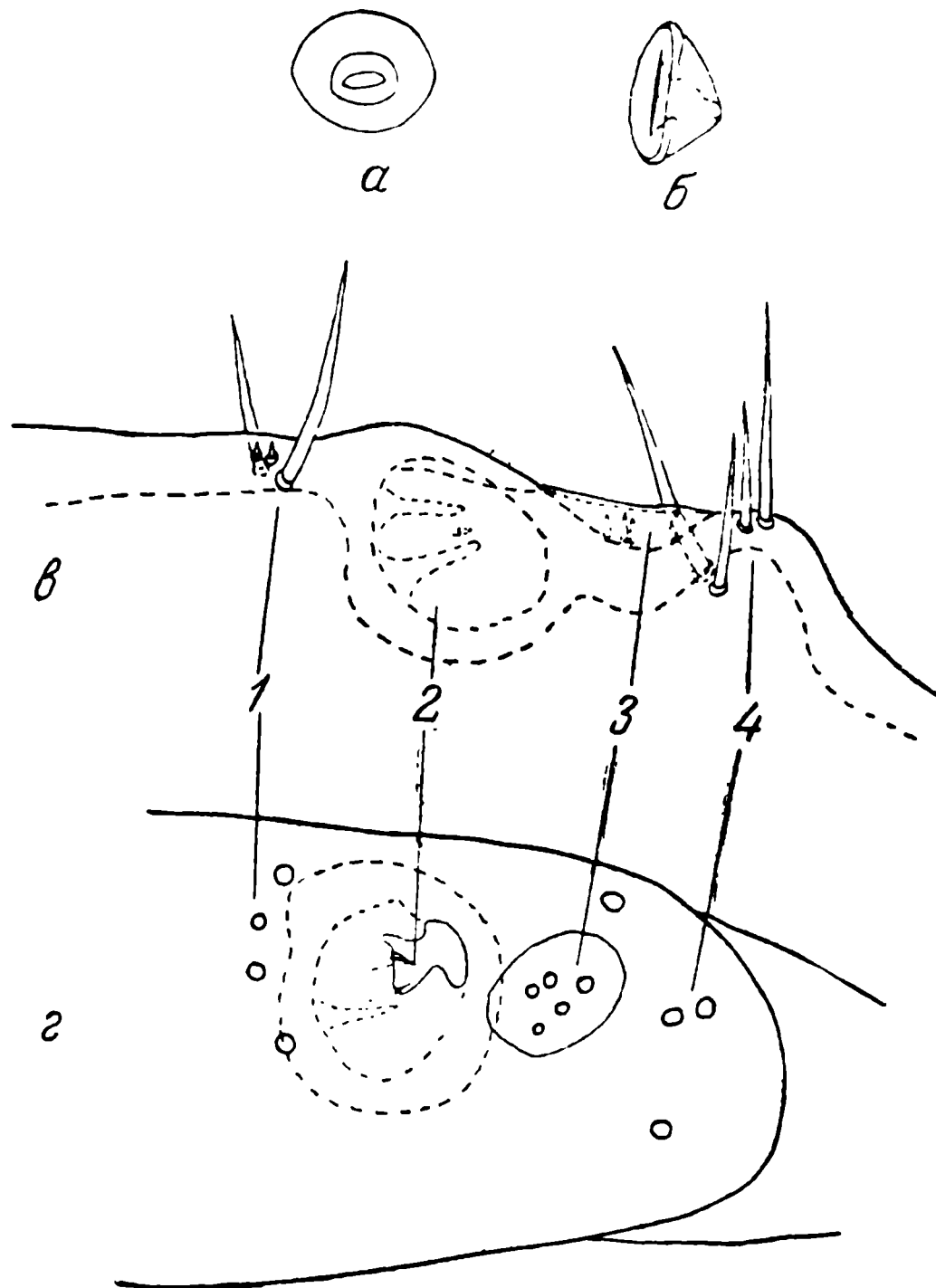


Рис. 4. Личинка *Ixodes lividus*:

а и б — кожные органы чувств; в — орган Галлера (вид сбоку); г — то же (вид сверху): 1 — задний пучок щетинок; 2 — камера с щетинками; 3 — ванна с шипообразными щетинками; 4 — передний пучок щетинок

клещей *Metastriata* (рис. 4, б). Внутренняя полость этих органов имеет форму колбы, узкий наружный конец которой у поверхности имеет плоское, воронкообразное расширение, открывающееся наружу узкой полулунной щелью. При более глубокой установке микрометрического винта можно иногда заметить довольно длинный канал, тянущийся от внутренней колбо-

образной полости внутри кутикулы. На щитке таких органов две пары: одна помещается в его передней части, конутри от основания скапул, вторая в задней его половине. За пределами щитка, на спинной стороне их 7 пар, на брюшной — 8; расположены они довольно симметрично. По данным П. Шульце, *sensilla auriformia* снабжены железой, однако выделения се-

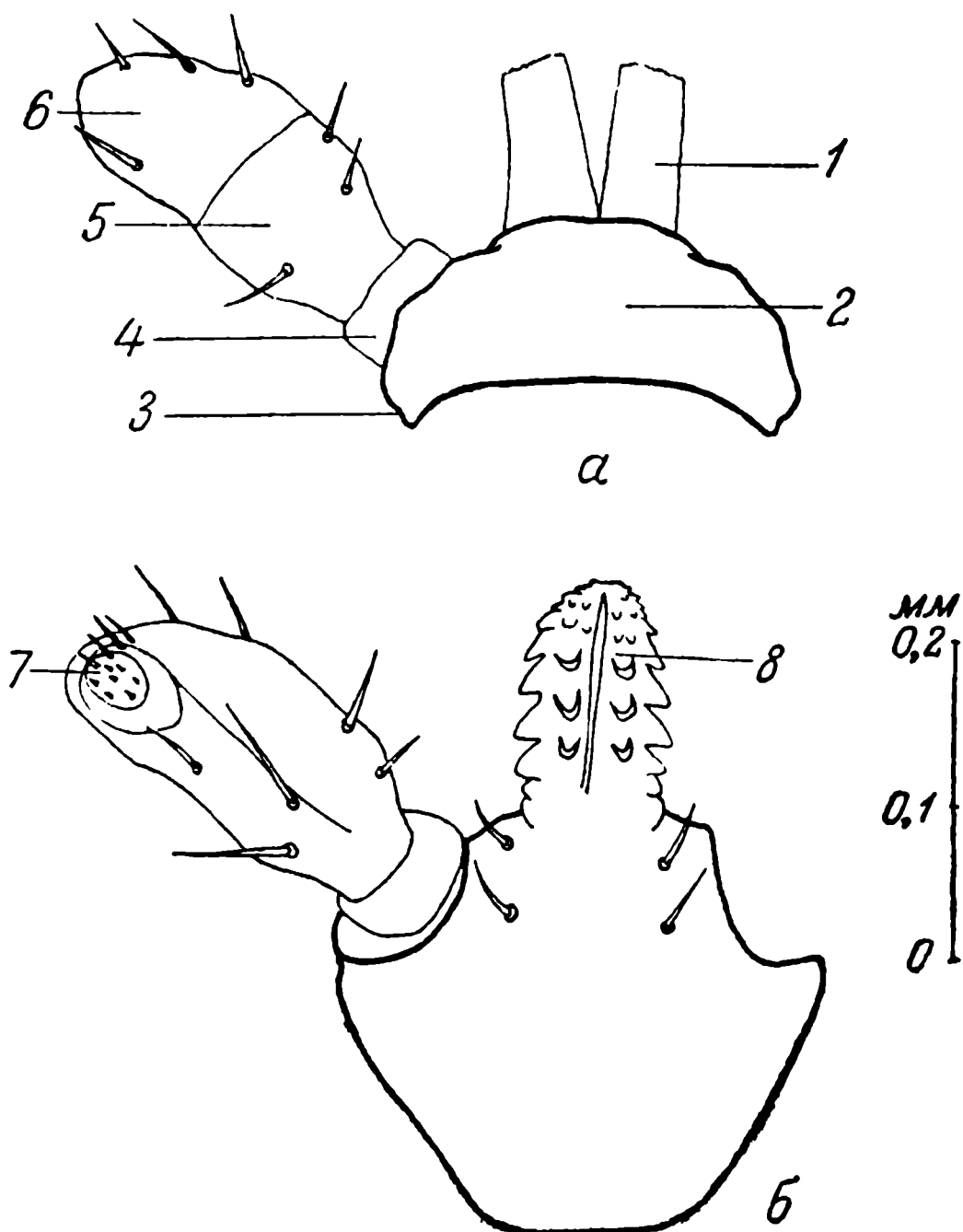


Рис. 5. Личинка *Ixodes lividus*. Хоботок:

a — со спинной стороны; *b* — с брюшной стороны: 1 — футляры хелицер; 2 — основание хоботка; 3 — корнуа; 4—7 — I—IV членики пальп; 8 — гипостом

крета он не наблюдал. Функция всех перечисленных органов еще не ясна.

Хоботок (*capitulum*) (рис. 5). Длина хоботка от вершины гипостома до вершин «рогов» (корнуа) достигает 0,132 мм. Ширина основания хоботка (*collare*) — 0,111 мм. С дорсальной стороны основание хоботка почти прямоугольное. Дорсальные корнуа очень малы или отсутствуют совсем. Если они есть, вершины их закруглены и направлены косо вниз (вентрально). С брюшной стороны ширина основания хоботка на уровне прикрепления пальп равна его длине; кзади оно постепенно сужается, задний край притуплен, все углы закруглены.

Вентральные корнуа и аурикулы отсутствуют; на месте последних имеются только небольшие возвышения. Около основания гипостома и между гипостомом и пальпами расположены 2 пары щетинок почти одинаковой длины.

П а л ь п ы прикреплены не на переднем краю основания хоботка, а несколько сбоку (рис. 5, а). Длина их достигает 0,11 мм. Граница между члениками II и III в виде слабо намеченной линии. Длина II членика равна приблизительно 0,055, а III — 0,052 мм. На внутренней стороне члеников пальп имеется поверхностная выемка. IV членик, как обычно, расположен на брюшной стороне III и несет до 12 тонких щетинок. II и III членики несут около 9 щетинок по наружному краю и 1 значительно более длинную на инфраинтернальном крае. На дорсальной стороне этих члеников по средней линии расположены 2 лировидных органа.

Г и п о с т о м короткий (0,082 мм), широкий, на конце притупленный или даже несколько выщербленный. Апикальная часть его (согопила) на брюшной стороне несет по 4 боковых и по 4 внутренних более мелких зубчика с каждой стороны. Остальная часть гипостома несет по 5 крупных боковых зубцов, по одному бугровидному образованию при основании и по 5 более мелких внутренних зубцов. Последние расположены в четыре поперечных ряда: два — в первом ряду, около первого крупного бокового зубца, и по одному — около трех последующих; около нижнего бокового зубца внутренних зубчиков нет. Таким образом, формула вооружения: $1 \times 3 : 3$, $3 \times 2 : 2$ и 1×1 1. По средней линии гипостома с брюшной стороны проходит борозда, по которой при приготовлении препаратов личинок часто происходит распадение гипостома на две симметричные половины. Эти парные образования, вооруженные зубцами, П. Шульце (1932, 1935) считает продуктом преобразования отростков кокс максиллярных пальп. В гипостоме можно различить еще третью часть — непарную треугольную пластинку без зубцов, расположенную между основаниями парных боковых частей. П. Шульце считает эту часть гипостома гилофаринксом в смысле Удемана (Oudemann, 1836). С дорсальной стороны гипостома имеется жолоб, крышей которому служат футляры хелицер.

Х е л и ц е р ы, как обычно, имеют неподвижный интернальный отросток и подвижный экстернальный. Интернальный отросток представляет собой неширокую пластинку, резко суженную в передней части и заостренную на конце. Острие отростка направлено кнаружи. На спинной поверхности интернального отростка, ближе к его апикальному концу, расположен дорсальный отросток хелицер — овальная в основании пластинка с гребнем, несущим 2 зубца — передний и задний,

направленные вершинами вверх. Экстернальный отросток прикреплен с брюшной стороны к основной расширенной части интернального отростка и несет по наружному краю 4 зубца. Размеры зубцов увеличиваются от вершины к основанию отростка.

Ноги средней длины, довольно массивные. Окрашены темнее, чем щиток. Все коксы лишены шипов (рис. 2, а). Задний внутренний угол коксы I несколько выдается в виде небольшого бугра, но шипа не образует. Форма всех кокс приближается к усеченному конусу, более широкая часть которого направлена вперед и кнаружи. Коксы I несут по 2—3 щетинки:

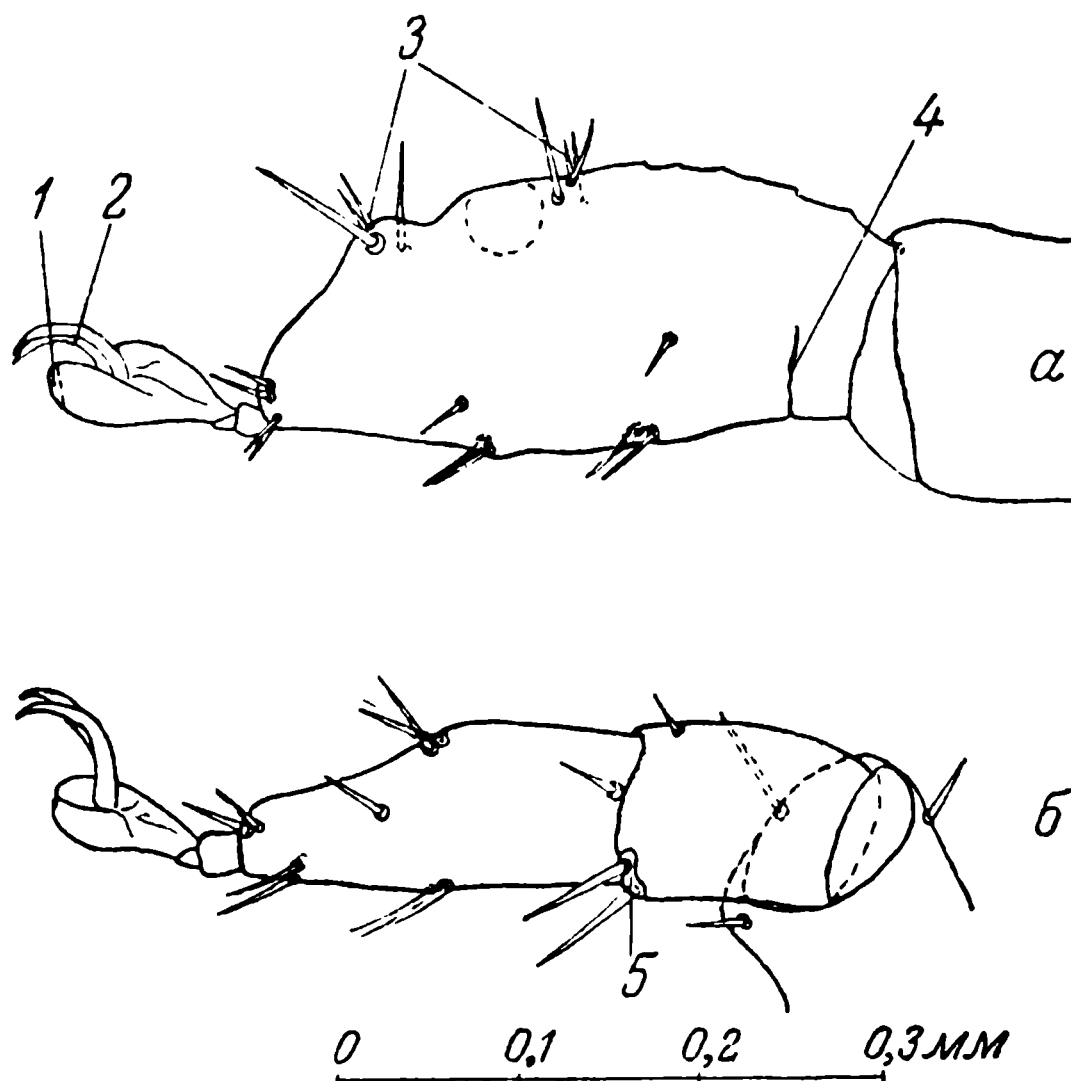


Рис. 6. Личинка *Ixodes lividus*:

а — лапка I; б — лапка III; 1 — присоска; 2 — коготки; 3 — орган Галлера; 4 — щелевидный орган; 5 — perspicillum

1—2 из них располагаются по наружному краю, одна ближе к внутреннему концу кокс. Коксы II и III несут только по 1—2 хеты ближе к наружному краю, внутренних хет нет. Лапки всех ног имеют почти одинаковую длину (около 0,165 мм). Однако форма их несколько различна. Лапки I имеют хорошо заметный предвершинный дорсальный бугорок (рис. 6, а), в то время как на остальных лапках бугорок этот выражен слабее (рис. 6, б). Лапки II и III, как обычно, имеют ложный сустав, отсутствующий на лапке I.

Число щетинок на лапках и их расположение не строго постоянны. Постоянными являются только щетинки, принадлежащие органу Галлера, а также 2 пары щетинок на

брюшной стороне лапки и 2 пары на самой вершине ее. Кроме этих щетинок, имеется еще различное число непарных.

На лапке I, как у всех Ixodoidea, располагается орган Галлера (рис. 4, в и г), детально описанный П. Шульце (1941). У личинок *Ixodes lividus* он имеет типичное для Prostriata строение и состоит из четырех частей: капсулы, ванны и двух пучков хет. Капсула значительной величины с толстыми внутренними стенками и тонким хитиновым покровом на поверхности лапки. При рассматривании капсулы сверху видно, что покров этот не сплошной, а в виде двух языков охватывает окружность капсулы, оставляя сердцеобразное отверстие в центре и в передней части, примыкающей к ванне. Внутри капсулы имеются 2 пары щетинок, расположение и форма которых непостоянны. Чаще всего две щетинки бывают длинными, заостренными на конце, а две другие — толстые, тупые, иногда даже закругленные на конце. Все 4 щетинки направлены вверх и вперед к отверстию капсулы. Иногда внутри капсулы заметны включения неправильной формы, но это не постоянные образования и чаще они попадают при загрязнении препарата.

Ванна расположена ближе к апикальному концу лапки; она представляет собой поверхностное углубление кутикулы, на дне которого укреплены 5 тонкостенных шипообразных хет. Позади капсулы имеется один поперечный ряд из 4 щетинок: 2-х длинных и 2-х коротких (задний пучок волосков по П. Шульце). Перед ванной располагаются еще 4 хеты: 2 вместе, на самой вершине бугорка, и 2 по бокам его (передний пучок волосков). Щетинки этого пучка значительно длиннее щетинок заднего пучка. Орган Галлера вместе с пучками волосков занимает по длине более одной трети дорсальной поверхности лапки личинки.

В основании лапки I, а также голеней всех пар ног на их брюшной стороне обнаруживается особое образование в виде длинной поперечной щели с извилистыми краями. По мнению П. Шульце, описавшего подобное же образование у нимф и имаго *Endopalpiger heroldi* P. Sch. и *Ixodes ricinus*, это щелевидный орган, известный и у других Parasitiformes. У личинок иксодовых клещей он еще никем не описан, поэтому мы остановились на строении его у личинок *Ixodes lividus* подробнее. На рис. 7, а представлен такой орган голени III. Края щели здесь имеют довольно правильные очертания. Около середины щели ближайший к основанию край членика образует четырехугольный выступ. В противоположном краю щели имеется четырехугольная же вырезка, которая, однако, не прикрывается выступом. На лапке I (рис. 7, б) также имеется вырезка, но выступ в противоположном краю щели отсутствует. Ровный край

полностью прикрывает вырезку, не оставляя сколько-нибудь заметного отверстия.

На брюшной стороне лапок II и III, на границе ложного сустава имеется особое образование, описанное П. Шульце (1943, 1944 в) для нимф и взрослых особей различных родов семейства Ixodidae под названием *perspicillum* (рис. 7, в). Это образование у личинок *Ixodes lividus* состоит из трех кутикулярных

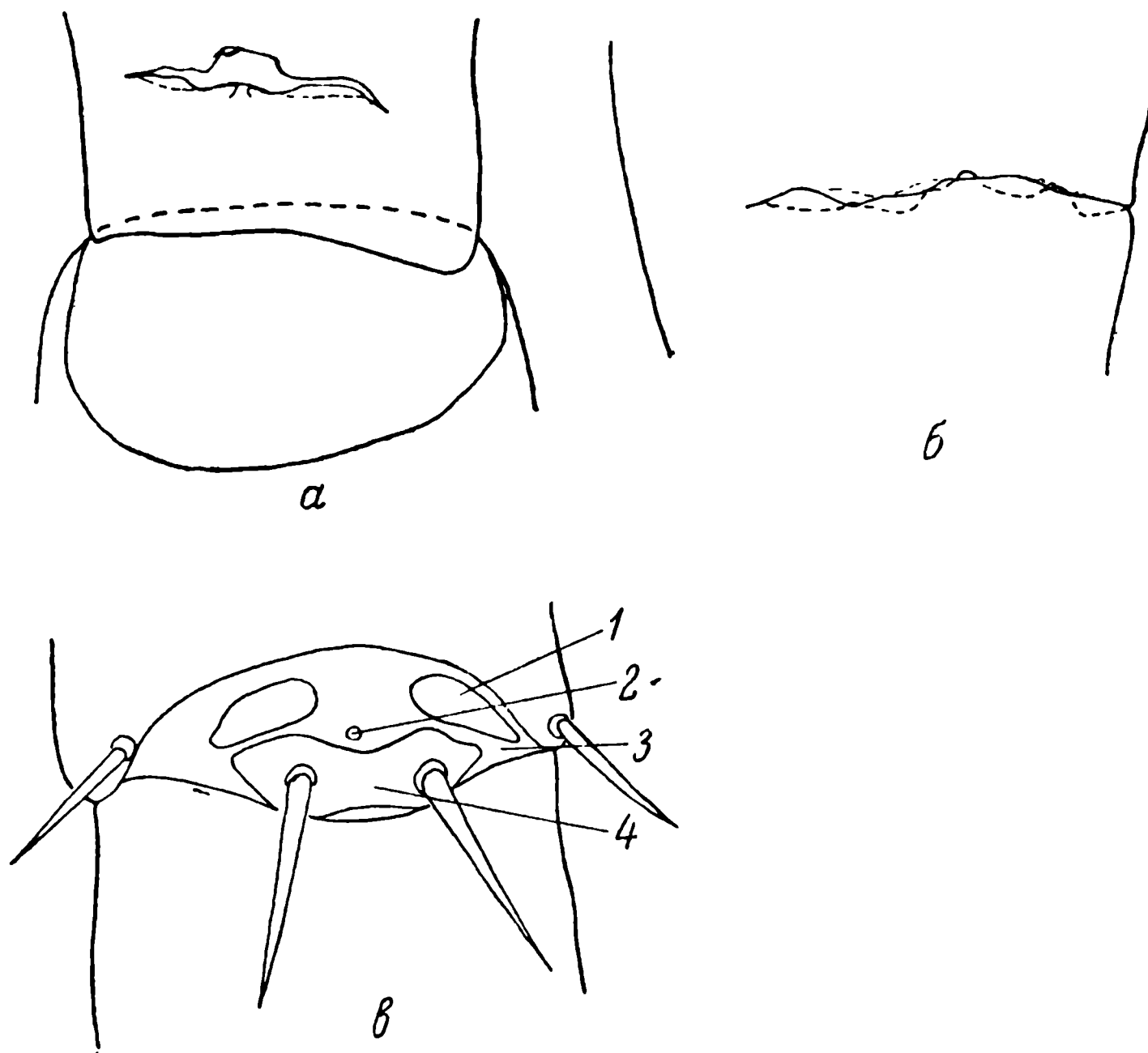


Рис. 7. Личинка *Ixodes lividus*:

а — щелевидный орган на голени III; б — то же на лапке I; в — *perspicillum* на лапке III: 1 — парные боковые пластинки; 2 — пора; 3 — перепонка; 4 — непарная пластинка

частей, расположенных на мембране, прикрывающей отверстие в кутикуле: двухлопастной непарной пластинки, несущей пару щетинок, и пары пластинок, расположенных против лопастей непарной пластинки со стороны основания членика. Перед непарной пластинкой, в ее вырезке, заметно отверстие — пора. По краям мембраны расположена еще пара щетинок. П. Шульце придает строению *perspicillum* значение родового систематического признака, так как, по его данным, намечается различие в строении этого образования у различных родов сем. Ixodidae.

Амбулакральный аппарат личинок, расположенный на лапках, имеет обычное для иксодовых клещей строение. Коготки довольно длинные, присоски далеко не достигают их вершины. По данным Ж. Сенева (Senevet, 1920), сравнение степени развития амбулакр на различных парах ног может косвенно указать на биологию изучаемого вида, так как «степень развития амбулакр кажется результатом очень узкой биологической адаптации». Ж. Сенева проводил измерение площади амбулакр всех пар ног и вычислил для них индексы. При этом индекс первой пары принимался за 100, остальные же вычислялись по формуле:

$$\frac{\text{поверхность амбулакры каждой лапки}}{\text{поверхность амбулакры первой лапки}} \times 100.$$

Если индекс II и III лапок примерно равен 43—47, это означает, что амбулакра первой лапки сильно гипертрофирована и служит для зацепления за движущегося мимо хозяина; если же индексы этих лапок приближаются к 100, то гипертрофии лапки I нет и виды, имеющие подобные соотношения, не нуждаются в быстром зацеплении за хозяина; это бывают либо норовые, гнездовые клещи, либо клещи, не покидающие хозяина для линьки.

Таблица 2

Амбулакральные индексы для личинок различных экологических групп клещей (из Ж. Сенева, 1920)

Клещи	Пара ног		
	I	II	III
Свободноживущие			
<i>Ixodes ricinus</i>	100	30	27
Скрытноживущие			
<i>I. canisuga</i> ¹ (из нор ласточки)	100	117	95
<i>Argas reflexus</i>	100	101	97

¹ Т. е. *I. lividus*.

Как видно из табл. 2, у *Ixodes lividus* амбулакры I пары лапок не только не гипертрофированы, но даже, наоборот, развиты слабее, чем амбулакры II пары лапок. В этом *I. lividus* сходен с другим обитателем птичьих гнезд — *Argas reflexus*, и отличается от свободноживущего *Ixodes ricinus*.

Нимфа

Длина тела нимфы колеблется в пределах от 0,94 до 1,72 мм, достигая в среднем 1,08 мм. Максимальная ширина тела (на уровне кокс IV) менее его длины и достигает 0,70—0,9 мм. Общая форма тела приближается к правильному овалу (рис. 8).

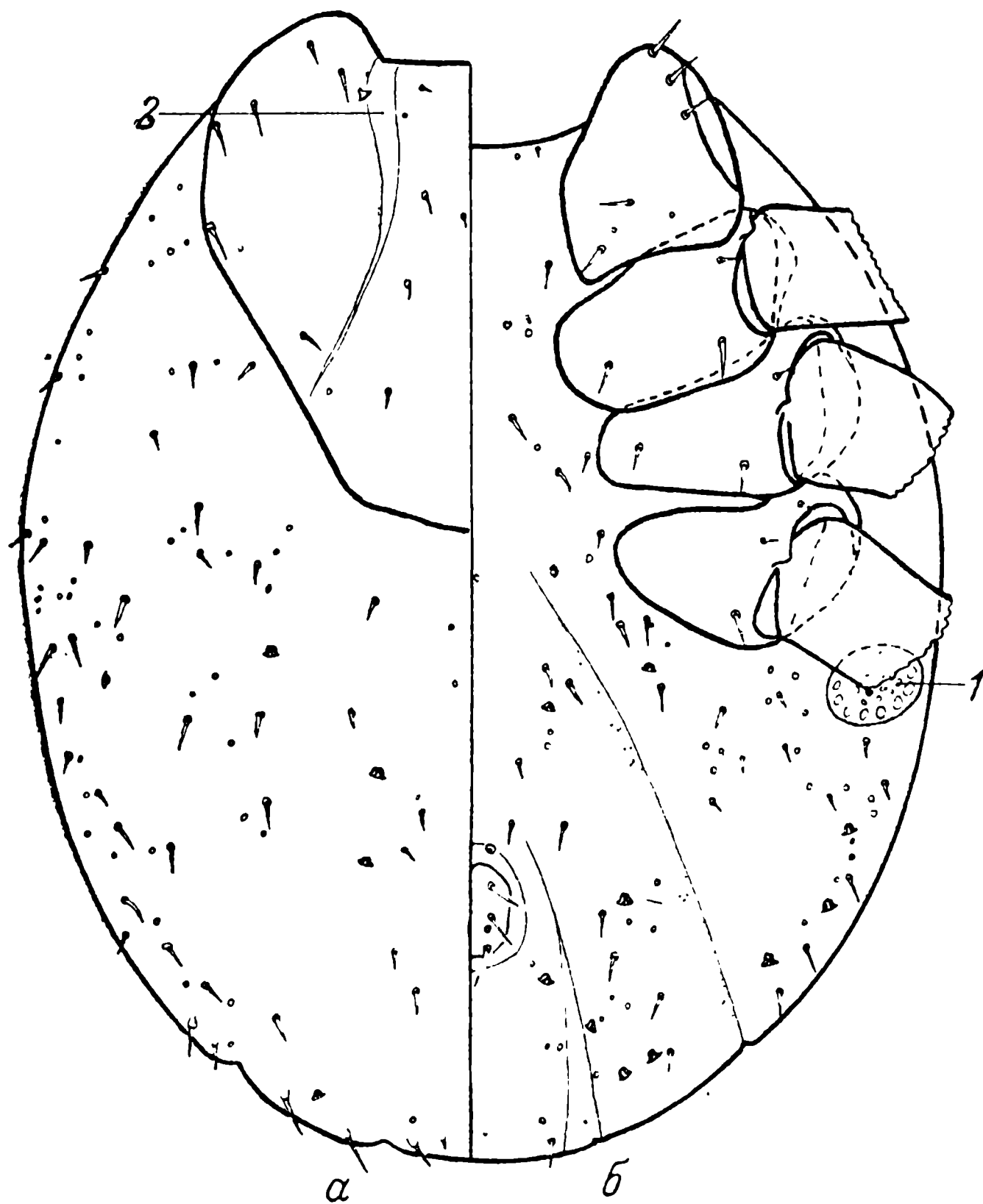


Рис. 8. Нимфа *Ixodes lividus*. Общий вид:

а — со спинной стороны; *б* — с брюшной стороны; 1 — перитрема; 2 — цервикальная бороздка

При разборе имевшегося у нас материала была обнаружена сильная изменчивость размеров тела нимф, взятых из разных колоний. Так, длина тела особей из колонии близ с. Братеево (песчаный карьер) колебалась от 0,97 до 1,06 мм (в среднем 0,99 мм) при ширине 0,70—0,79 мм (в среднем 0,76 мм), в то время как длина тела нимфы из колонии близ с. Коломенское колебалась в пределах от 1,1 до 1,2 мм (в сред-

нем 1,17 мм) при ширине 0,87—0,92 мм (в среднем 0,9 мм). Отношения длины к ширине у обеих групп были очень близки и колебались почти в одних и тех же пределах [от 1,22 до 1,35 (среднее 1,27) в группе крупных и от 1,21 до 1,4 (среднее 1,3) для более мелких]. У более мелких экземпляров самая широкая часть была расположена несколько кзади, чем у более крупных. Во всех остальных признаках определенных отличий уловить пока не удалось. Наттал отмечал (1913) различие в размерах сытых нимф *Ixodes putus*, связанное с полом. Так, нимфы, из которых образуются впоследствии самцы, были крупнее, чем женские нимфы. В нашем случае об этом говорить не приходится, так как здесь речь идет обо всех особях, взятых из данной колонии. Более вероятно, что мы имели дело с групповой изменчивостью.

Щиток нимф по форме сходен с таковым личинки. Длина его 0,42—0,46 мм, наибольшая ширина 0,44, а у перехвата — всего лишь 0,28 мм. Задний край щитка притуплен несколько более, чем у личинок. Скапулы небольшие, округленные на конце. Поверхность их грубоморщинистая. Цервикальные бороздки довольно глубокие, почти параллельные в передней половине и расходящиеся в задней половине щитка. Окраска щитка коричневато-желтая. Пунктировка крупная, но не глубокая, очень редкая, разбросанная на общем тонкоморщинистом фоне.

Перитремы нимф поперечноовальные с уплощенным передне-внутренним краем и более выпуклым задним (рис. 9, в). Наружная поверхность их пронизана довольно крупными отверстиями, между которыми располагаются более мелкие поры. Расположены перитремы косо, под углом к продольной оси тела. Размеры их $0,08 \times 0,06$ — $0,09 \times 0,06$ мм. Стигма маленькая, расположена в центре перитремы.

Анальная и половая бороздки имеются, но спереди они слабо выражены (рис. 8). Ветви их, как и у личинок, достигают четырех насечек, имеющих на заднем краю тела.

Анус обычной формы. Анальное кольцо овальное, размеры его в среднем составляют $0,09 \times 0,07$ мм. Впереди кольцо несколько расширено и иногда может принимать в свой состав один из близлежащих лировидных органов. Как правило, каждая створка анального клапана несет 3 хеты (значительно реже — 2), расположенные по ее средней линии. Размеры этих хет различаются незначительно. У некоторых особей на створках клапана были обнаружены по 1—2 лировидных органа.

Хетотаксия тела. Изучение хетотаксии тела нимфы представляет значительные затруднения из-за усложнения состава нимфального хетома по сравнению с личиночным. По нашим наблюдениям, у большинства экземпляров происходит удвое-

ние, а в некоторых случаях даже утроение личиночных хет, в связи с чем каждый элемент комплекса здесь представлен уже не одной парой хет, а двумя или, изредка, даже тремя парами. В некоторых случаях удваивается лишь одна из хет личиночной пары, вторая же остается одинарной. С другой

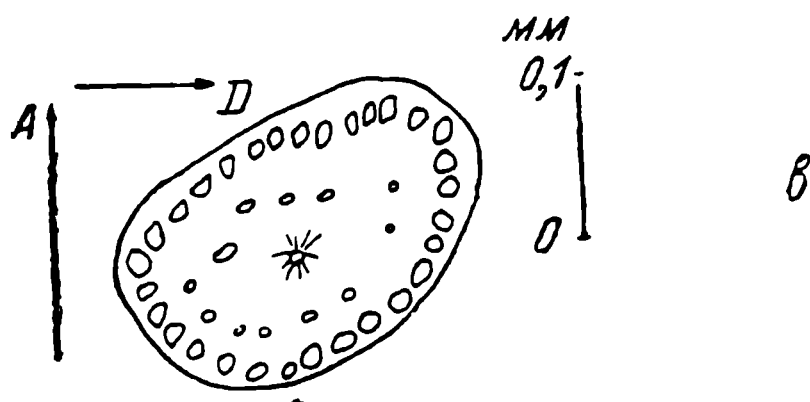
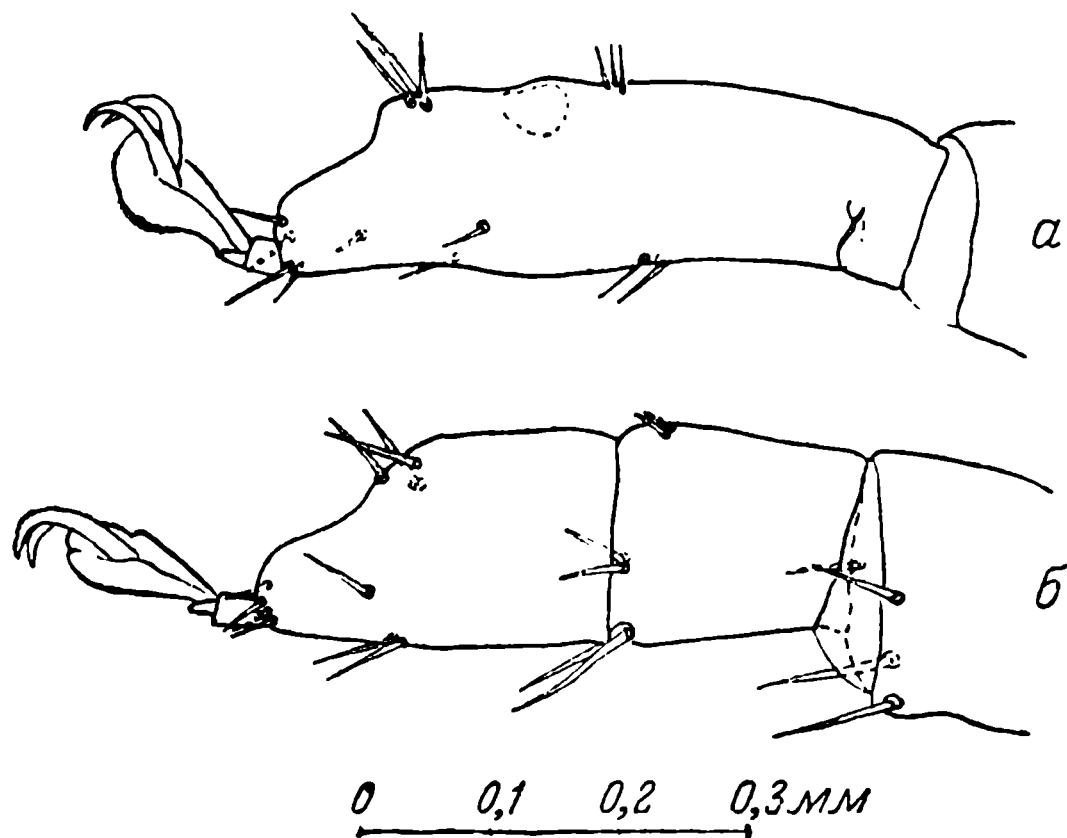


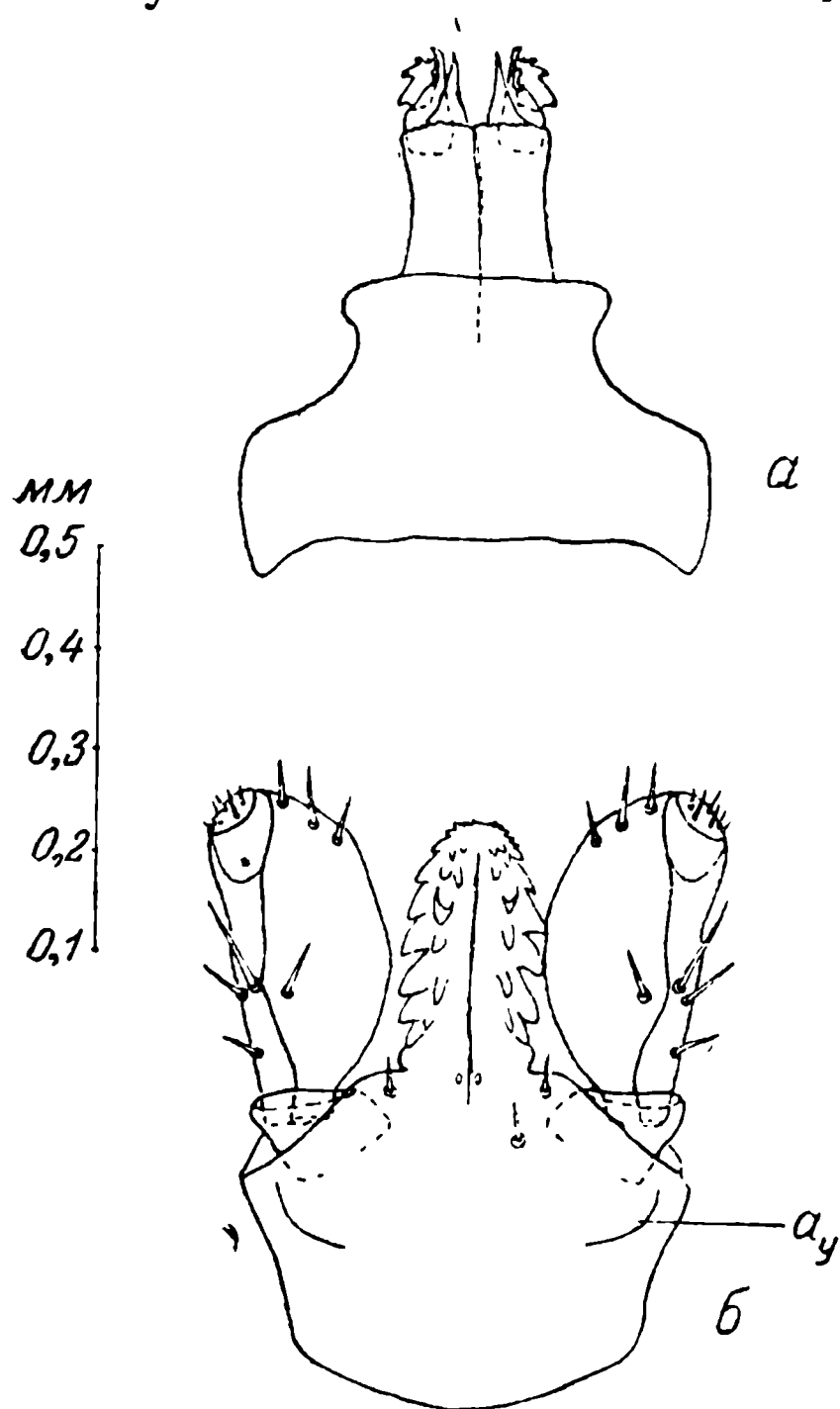
Рис. 9. Нимфа *Ixodes lividus*:

а — лапка I; б — лапка IV; в — перитрема

стороны, число элементов в отдельных комплексах по сравнению с личинками также увеличивается. Так, 1) на щитке располагаются 7 компонентов скутального комплекса (вместо 5 личиночных); 2) срединный комплекс (С) состоит из четырех компонентов (вместо двух); 3) стернальный комплекс увеличивается на одну группу (IV). Остальные хеты без детального изучения хетотаксии нимф различных видов и родов мы не решаемся гомологизовать с личиночными.

Кожные органы чувств у нимф представлены теми же типами сенсилл, что и у личинок, однако число сенсилл каждого типа по сравнению с личиночным заметно увеличено. При этом в расположении лировидных органов становится труднее

усмотреть какую-либо закономерность: они располагаются беспорядочно на обеих половинках тела, так что наметить пары здесь не удастся. Многочисленные мелкие поры, расположенные у личинок на половой бороздке, у нимф располагаются



несколько конутри от ветвей борозды и не всегда хорошо заметны. То же можно сказать и о *sensilla auriformia*, расположенных на щитке: они имеют вид значительно уменьшенной колбообразной полости, стенки которой почти сливаются с окружающей кутикулой. Число их не превышает 1—2 пар, а иногда отсутствуют на щитке совсем. Иначе обстоит дело с *sensilla auriformia* на остальной поверхности тела нимф. Здесь они полностью сохраняют личиночное строение и хорошо заметны. Число их увеличивается, но незначительно. Так, на спинной стороне их около 18, на брюшной 22—24. Располагаются они не строго симметрично, поэтому говорить о «парах» вряд ли имеет смысл.

Рис. 10. Нимфа *Ixodes lividus*. Хоботок:

а — со спинной стороны; б — с брюшной стороны; ау — аурикулы

Хоботок (рис. 10). Длина хоботка от вершины гипостома до вершины корнуа достигает 0,20—0,26 мм (в среднем 0,23 мм). Ширина

основания хоботка — 0,20—0,25 мм. С дорсальной стороны основание хоботка имеет форму, сходную с таковой у личинки. Корнуа, как правило, маленькие, закругленные. Однако в степени развития их наблюдается сильная изменчивость: можно наметить ряд от форм с хорошо развитыми корнуа до форм, совсем их не имеющих. С брюшной стороны основание хоботка почти квадратное, с широкозакругленными задними углами. Вентральные корнуа отсутствуют. Аурикулы небольшие, но хорошо заметные, имеют вид темнокоричневых полулунных гребешков («векообразные» Б. И. Померанцева). Сенсорное вооружение вентральной стороны основания

хоботка, как и у личинок, представлено двумя парами хет в передней его части. При основании гипостома появляется пара органов, напоминающих основания хет, с точно такими же канальцами в хитине, как у хет воротничка.

П а л ь п ы достигают 0,18—0,2 мм в длину. Граница между члениками II и III почти незаметна, длина II членика около 0,085, III — около 0,081 мм. Выемка на внутренней поверхности неглубокая, инфраинтернальный край пальпы несет одну очень длинную (личиночную) и одну короткую хеты. Кроме этих хет, на II и III члениках имеется до 12 хет среднего размера. IV членик обычный, несет до 14 тонких хет.

Г и п о с т о м бочонковидной формы 0,10—0,14 мм в длину. Апикальная часть его несет по 5 мелких краевых зубцов с каждой стороны и по паре еще более мелких — в средней части. Вооружение остальной части гипостома складывается из 5 поперечных рядов зубцов. В числе зубцов в каждом ряду наблюдаются вариации. Как правило однако, первый ряд состоит из четырех, второй из трех, остальные три из двух зубцов (формула 1×4 4; $1 \times 3 : 3$ и 3×2 2). При основании гипостома под последней парой зубцов располагается пара бугровидных образований. По средней линии гипостома проходит глубокая бороздка, часто переходящая, как и у личинок, в щель, разграничивающую его половины.

Х е л и ц е р ы довольно крупные. Интернальный отросток их обычной формы. Экстернальный несет 5 зубцов, из которых 2 направлены вперед и 3 более крупных наружу. Дорсальный отросток представлен широкой овальной пластинкой с гребнем по верхнему свободному краю. Передний и задний углы гребня образуют небольшие выступы. Ковнутри от интернального отростка заметна пара тонких пленчатых придатков в виде игл, почти достигающих вершины экстернального отростка.

Ноги средней длины, коричневатого-желтого цвета. Коксы лишены зубцов. Коксы I немного крупнее остальных. Задне-внутренний угол их, как и у личинки, несколько оттянут назад. Коксы I несут по 5 хет, II и III — по 4 хеты, а коксы IV — по 3 хеты. При этом 3 хеты на всех коксах расположены по наружному краю, в то время как дополнительные лежат ближе к внутреннему концу и в средней части кокс. Длина передних лапок I и IV и лапок I и IV в среднем одинакова (0,22 и 0,14 мм соответственно; рис. 9 а, б). Лапка I, как обычно, несет орган Галлера; число хет на лапках изменчиво, парные постоянны (4 пары), непарные же варьируют в числе, как и на остальных члениках всех пар ног.

О р г а н Г а л л е р а (рис. 11) относительно менее крупный, чем у личинок. В каждой из его составных частей число элементов увеличено на один: в ванне 6 шипиков, в камере

5 щетинок. Передний и задний пучки состоят из 5 щетинок. Сравнением органа у нескольких экземпляров удалось установить, что расположение и форма щетинок в камере, а также щетинок обоих лучков, непостоянны. Чаще всего ближе к дорсальной поверхности лапки располагается непарная длинная хета; однако она может быть смещена книзу, в промежуток между двумя парами нижележащих хет, или еще ниже — на дно камеры. Свободный конец этой щетинки всегда направлен

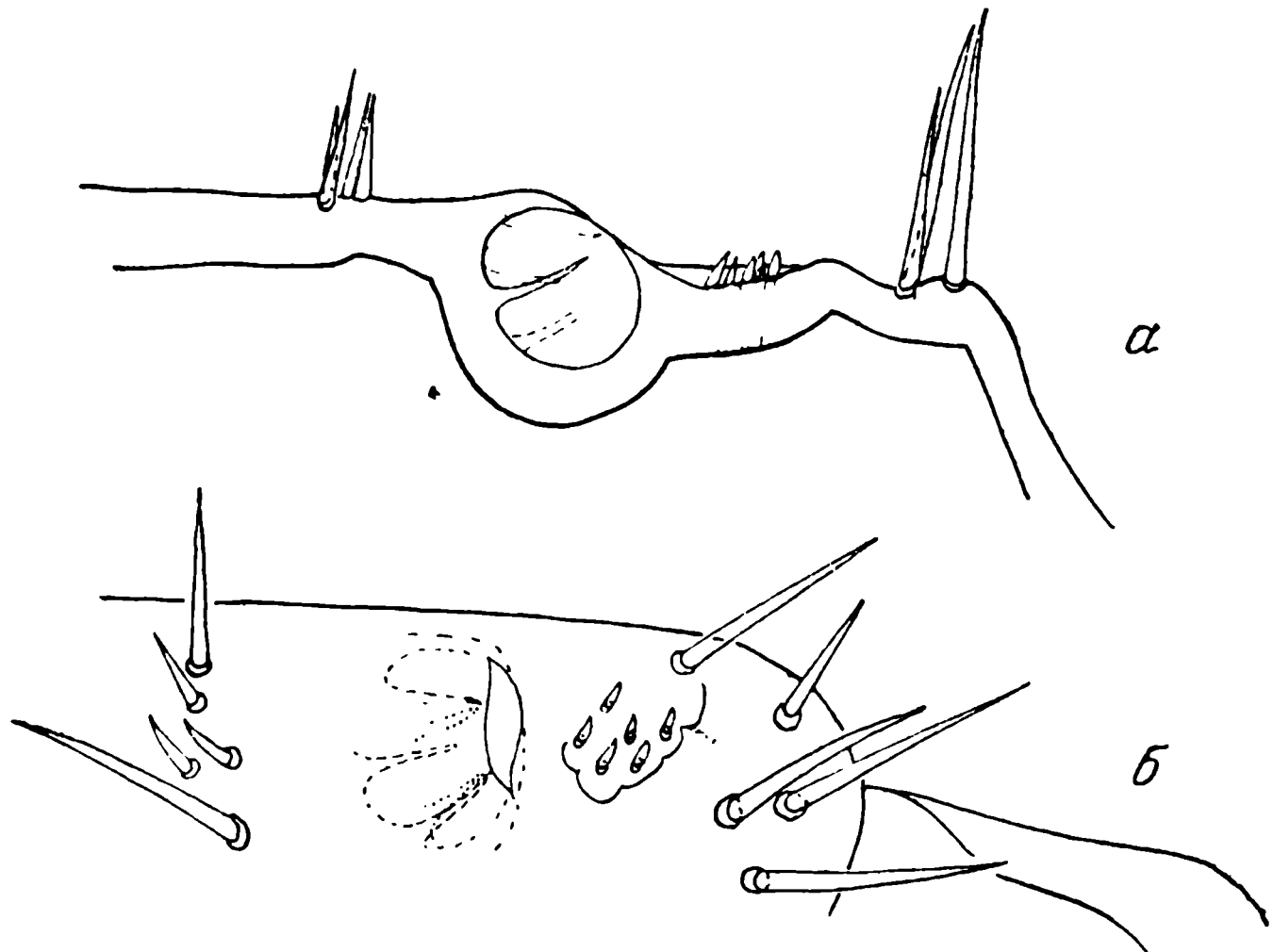


Рис. 11. Нимфа *Ixodes lividus*. Орган Галлера:
а — сбоку; б — сверху

к ванне. Остальные хеты камеры могут быть либо острыми, тонкими на всем протяжении, либо более толстыми, округленными на конце (более короткими).

Размеры хет переднего пучка сильно варьируют у разных особей.

В основании всех голеней, переднелапок и лапок I на их брюшной стороне располагаются щелевидные органы, строение которых в основном сходно с соответствующими образованиями личинок. Небольшие отличия у органа на голени заключаются в том, что нет срединного выступа, а на лапке I с наружной стороны членика наблюдается расширение щели, затянутое перепонкой.

Perispillum нимф в основном имеет то же строение, что и у личинки, но боковые пластинки его не столь резко очерчены.

Амбулаторный аппарат имеет обычное строение. Присоски малы, не достигают и половины длины коготков.

Вычисление индексов площадей присосок для различных лапок по методу Сенева (1920) дало следующие результаты: I — 100; II — 97,7; III — 81,4; IV — 59,2.

Сравнение этих индексов показывает, что амбулакры I лапок почти равны амбулакрам II и III лапок. Таким образом, и не зная биологии *Ixodes lividus*, можно было бы совершенно определенно сказать, что нимфы его, как и личинки, относятся к группе скрытноживущих клещей, не нуждающихся в приспособлениях для быстрого зацепления за движущегося мимозина.

Самка

Длина тела голодной самки в среднем 2,15 мм, ширина едва достигает 1,7 мм. Форма тела приближается к яйцевидной. Наиболее широкая часть расположена позади уровня перитрем. Краевая борозда хорошо выражена, глубокая (рис. 12).

Щиток у большинства экземпляров имеет форму, сходную с нимфальной. За серединой его наблюдается резкий перехват. У одной самки из с. Коломенского, перехвата не оказалось и сужение щитка кзади шло постепенно. Расстояние между скапулами и длина щитка у этого экземпляра были несколько больше, чем у других. Скапулы почти не были выражены. У остальных особей скапулы небольшие, но ясно заметные, на конце округленные. Поверхность их морщинистая. У всех особей пунктировка щитка не густая, довольно крупная. По заднему краю наблюдаются короткие продольные бороздки.

Перитремы (рис. 13, г) овальной формы, с диаметрами $0,26 \times 0,18$ мм. Длинная ось их лежит под углом к продольной оси тела. Стигма находится почти в центре или несколько ближе к переднему краю перитремы. У некоторых экземпляров перитремы более мелкие и форма их приближается к округлой

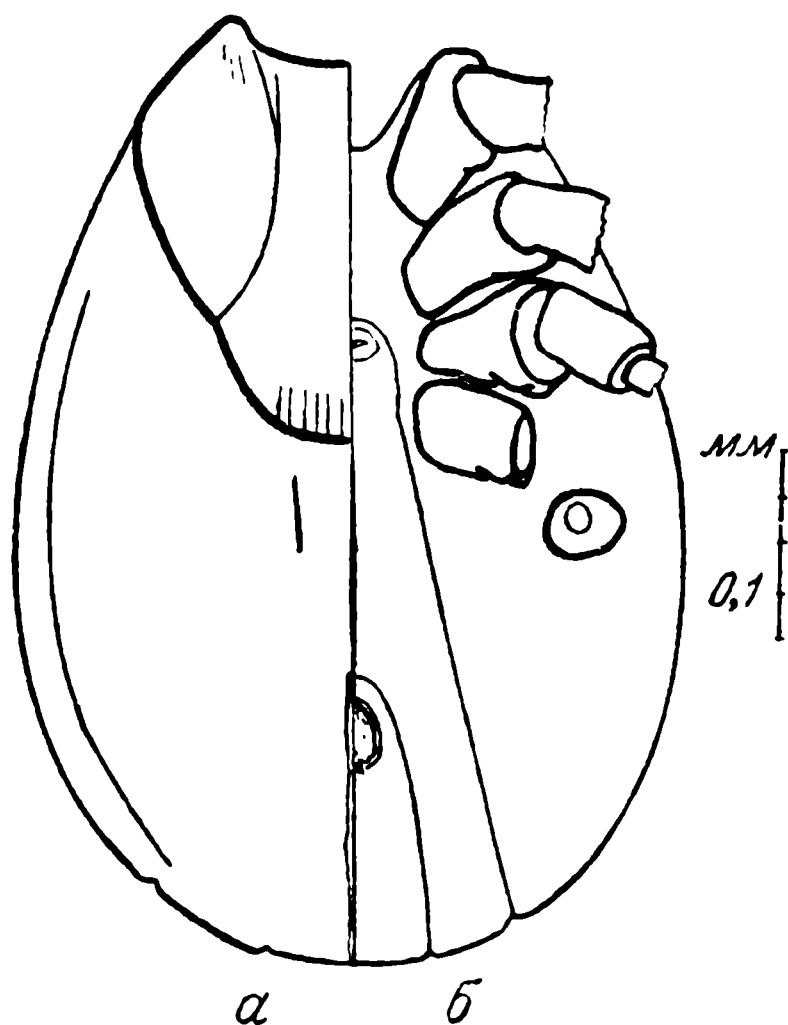


Рис. 12. Самка *Ixodes lividus*. Общий вид:

а — со спинной стороны; б — с брюшной стороны

(0,18 × 0,16 мм). Между описанными двумя крайними формами перитрем наблюдаются постепенные переходы.

Половое отверстие выдвинуто вперед, на уровень кокс III. Половая бороздка впереди замкнута; позади полового отверстия ветви ее идут параллельно одна другой, но за коксами IV расходятся в стороны.

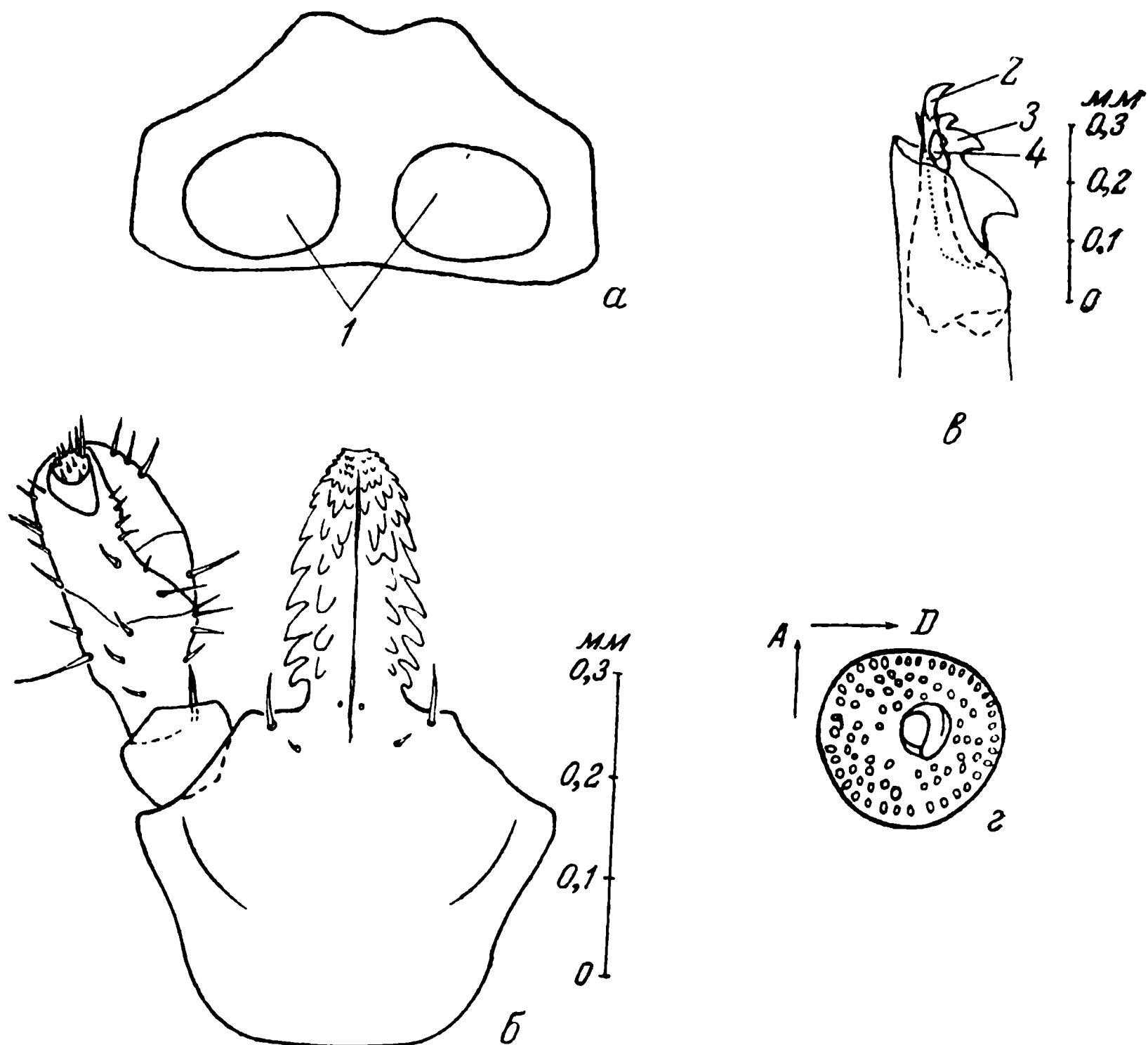


Рис. 13. Самка *Ixodes lividus*. Хоботок:

a — основание хоботка со спинной стороны; *б* — хоботок с брюшной стороны; *в* — конец хелицеры; *г* — перитрема; *1* — поровые поля; отростки: *2* — интернальный; *3* — экстернальный; *4* — дорсальный

Анальная бороздка впереди ануса хорошо заметна. Позади ануса ветви ее расходятся и достигают заднего края тела.

Анус имеет обычное строение (рис. 14, *г*). Створки анального клапана несут по 4—5 хет, расположенных по средней линии каждой створки, и лишь незначительно различаются длиной. Самая короткая — передняя пара хет. Пятая пара располагается рядом с четвертой (задней). Обе эти пары, очевидно, являются удвоенной задней парой хет нимфы. Кроме хет, на створках клапана можно различать 2—3 лировидных

органа обычного строения. Анальное кольцо продолговато-овальной формы, с диаметрами $0,21 \times 0,16 - 0,18 \times 0,12$ мм. Передняя часть его каймы лишь незначительно расширена по сравнению с каймой сбоку и сзади. Лировидных органов на анальном кольце у самок нам не приходилось наблюдать.

Хетотаксия тела. Число хет на щитке по сравнению с нимфальным увеличено незначительно. В расположении их наблюдается очень большая индивидуальная изменчивость. Часто правая и левая половины щитка одной и той же особи резко различаются по этому признаку. Проводить гомологизацию с личиночными или с нимфальными хетами невозможно. На аллоскутуме хет вообще такое множество, что нельзя даже наметить отдельные комплексы. Иными словами, у самок наблюдается сильная полимеризация хет в связи с увеличением общих размеров тела.

То же самое можно сказать и о лировидных органах. Что же касается тех двух пар своеобразных *sensilla auriformia*, которые мы наблюдали на щитке личинок и некоторых нимф, то у ряда самок они также обнаружены в числе 2—3 пар. Однако различить их довольно трудно. У некоторых самок они не были найдены совсем.

Хоботок (рис. 13, а, б, в) в длину достигает 0,5 мм. Основание хоботка с дорсальной стороны почти прямоугольной формы. Ширина его 0,44—0,52 мм. Дорсальные корнуа едва заметные, закругленные, несколько загнутые вентрально вниз. В некоторых случаях они отсутствуют совсем. Поровые поля овальной формы, обращены слегка притупленным краем к средней линии. В материале, собранном в 1945 г. около с. Коломенского, была обнаружена одна самка с более широким основанием хоботка, поровые поля которого выглядели грубо-морщинистыми прямоугольными площадками, сливающимися по средней линии (слитые поровые поля). По остальным признакам самка неотличима от типичных. Очевидно, здесь имеет место индивидуальная вариация, или даже уродство. С брюшной стороны основание хоботка имеет форму неправильного овала, уплощенного спереди. Ширина его (позади места прикрепления пальп) менее длины. Вентральные корнуа отсутствуют, аурикулы имеют вид темных, сильно хитинизованных полулунных гребешков. Позади основания гипостома и основания пальп располагается по паре хет, а по задне-боковым краям воротничка — две группы шипов, а иногда и 1—2 хеты. Число шипов и хет здесь непостоянно. При основании гипостома располагается пара шиповидных хет (у нимф здесь были только основания хет).

Пальпы с неглубокой выемкой на внутренней поверхности. По инфра-интернальному их краю располагается 7—10

тонких щетинок различной длины, причем хета, прикрепляющаяся близ границы между вторым-третьим члениками, самая длинная (она есть уже у личинок). Общая длина пальп — 0,38 мм, длина их второго членика 0,17, третьего 0,15 мм. Граница между этими члениками трудно различима.

Гипостом короткий, 0,22—0,24 мм длиной, бочкообразный, с притупленным передним концом. Коронула несет по 5—6 мелких зубчиков по боковым краям и по 3—4 еще более мелких — в средней части каждой половины, несколько отступя от переднего края. Вооружение остальной части гипостома складывается из 8—9 поперечных рядов крупных зубцов, из которых обычно первый ряд состоит из 4, один-два следующих — из 3, остальные, кроме самого нижнего, из 2 зубцов; последний ряд представлен только одним зубцом (формула 1×4 4; $1-2 \times 3 : 3$; 5×2 2; 1×1 1). В некоторых случаях число зубцов бывает несколько меньшим или, наоборот, большим, так что этот признак нельзя считать для данного вида строго постоянным. В этом отношении наши данные расходятся с данными П. Шульце (Schulze, 1937), утверждавшего, что вооружение гипостома самок всех представителей группы *autumnalis* выражается формулой 3 3, затем 2 2. При основании гипостома, как и у более ранних стадий, имеется пара бугровидных образований. Бороздка, проходящая по средней линии гипостома, хорошо выражена.

Хелицеры обычного строения. Их экстернальный отросток несет 6 зубцов, из которых 2 направлены вперед и 4 наружу. Дорсальный отросток имеет довольно хорошо выраженные зубцы. Длина интернального отростка от расширенного основания до заостренной вершины составляет 0,1 мм. Интересно отметить, что и у крупных, и у мелких особей размеры ротовых частей примерно одинаковы. Это обстоятельство особенно хорошо заметно на хелицерах. То же правило отмечает и М. В. Поспелова-Штром для клещей сем. Argasidae (личное сообщение).

Ноги самок приблизительно одинаковой длины. Коксы лишены настоящих шипов, лишь по заднему краю их можно заметить утолщения хитина в виде маленького бугорка. На коксах IV этот бугорок наиболее крупный. Коксы I, как и у нимф, имеют оттянутый назад задневнутренний угол. Число хет варьирует даже на одной паре кокс одной и той же особи. Длина лапок и переднелапок I несколько уступает соответствующим длинам (четвертой пары) ног. Переднелапки и лапки IV (рис. 14, б) длинные и стройные. Перед вершиной всех лапок имеется бугровидное вздутие (рис. 14, а, б), характерное для группы *autumnalis* (Schulze, 1937) или *crenulatus* (Померанцев, 1946).

Орган Галлера, как обычно, располагается на лапках I. Строение его в основном не отличается от нимфального, так как число хет и шипиков в каждом элементе органа не изменяется. На сходство строения органа Галлера у нимф и имаго указывал еще П. Шульце (Schulze, 1941). Однако на

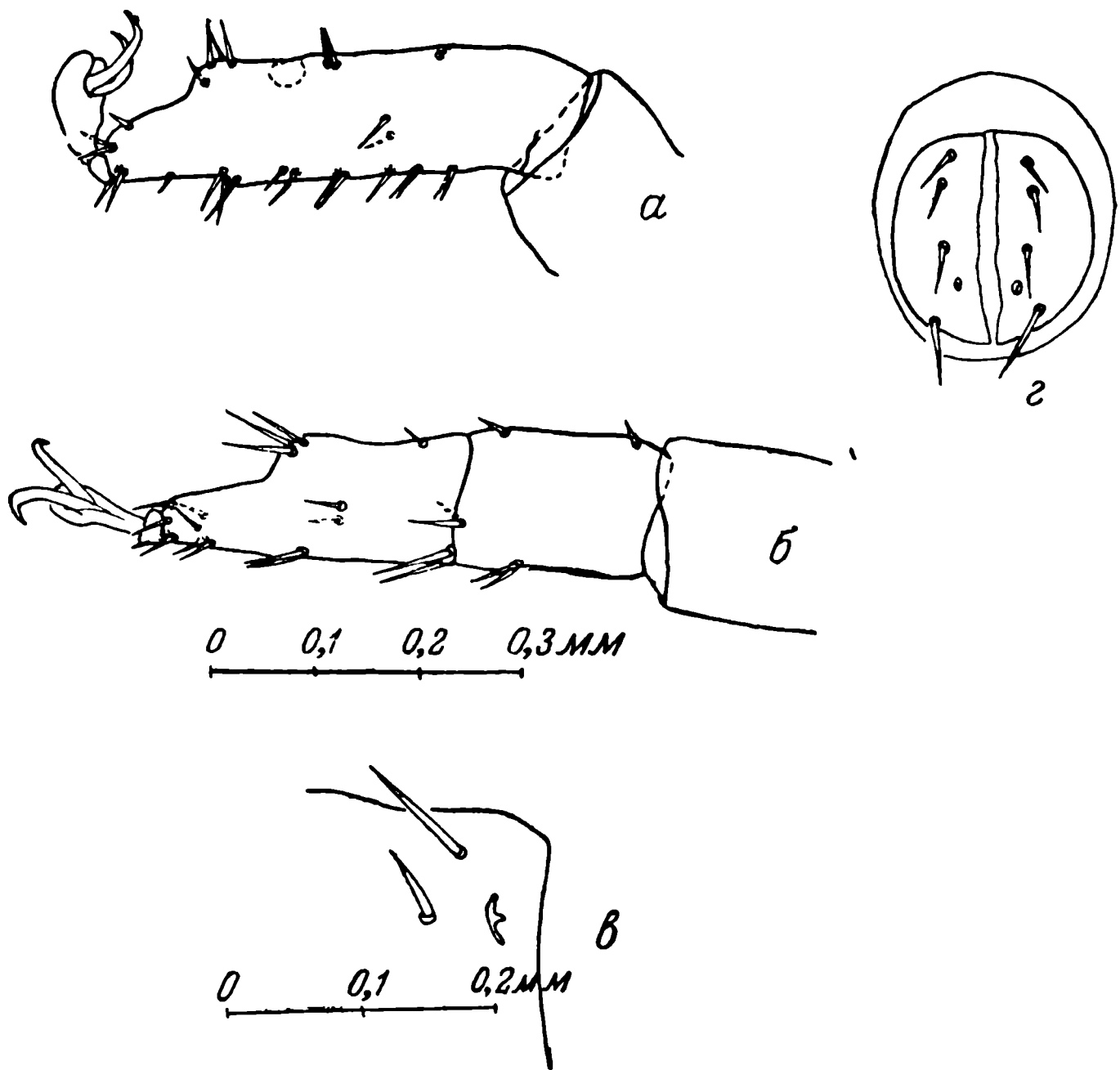


Рис. 14. Самка *Ixodes lividus*:

а — лапка I; б — лапка IV; в — щелевидный орган на бедре III; г — анус

одном из препаратов лапки I самки (вид с дорсальной стороны) у наружной стенки камеры была обнаружена пара тонких щетинковидных выростов кутикулы, не имеющих сочленения. Проверить постоянство этих образований у других экземпляров нам в настоящее время не удалось.

Форма и расположение щетинок в камере оказались непостоянными, как и у нимф. Щетинки все прямые или слабо изогнутые, направлены в сторону отверстия, ведущего к ванне, однако они далеко не достигают его. П. Шульце (Schulze, 1941), не останавливаясь на деталях строения органа Галлера у *Ixodes lividus*, относит последнего к группе клещей рода *Ixodes*, имеющих «прямые волоски, которые более или менее не доходят до отверстия». Сюда же относятся самки и нимфы *I. autumnalis*, самки *I. melicola*, самцы *I. barbarossa*, самцы и

самки *I. arboricola*, самцы и самки *I. hexagonus*, самки *I. apronophorus* и самцы *I. japonensis*. Перечисленные виды являются обитателями мелких нор, т. е. близко соприкасаются со своими хозяевами и отсутствие у них торчащего из камеры удлиненного «сигнального» волоска (Schulze, 1941) кажется нам доказательством наличия связи между строением обонятельного органа и образом жизни клеща. П. Шульце, однако, отмечает, что у некоторых обитателей нор, как, например, у самок *I. nivalis* и личинок, и нимф *I. apronophorus*, торчащий из камеры волосок, наоборот, хорошо развит. На этом основании автор делает вывод, что наличие или отсутствие «сигнального» волоска не стоит в связи с образом жизни клеща. Однако то обстоятельство, что среди группы клещей с короткими волосками до сих пор не встретилось ни одного свободноживущего представителя рода *Ixodes*, не согласуется с мнением П. Шульце. Очевидно, клещам, разыскивающим или поджидающим хозяев в открытой природе, «сигнальные» волоски необходимы, так как обостряют их обоняние. Наличие же такого волоска у некоторых норových форм может объясняться либо мелкими особенностями их биологии, либо относительно недавним переходом их к норовому образу жизни. Таким образом, по нашему мнению, отсутствие сигнального волоска может иметь место только у норových форм, наличие же его не исключает норового образа жизни, хотя более характерно для свободноживущих форм. Следует иметь в виду, что все вышесказанное касается лишь одного рода *Ixodes*, сравнения с другими представителями семейства Ixodidae мы не проводили.

Щелевидные органы у самок были найдены нами на бедрах, голенях, переднелопатках и лапках I. На всех члениках, кроме бедер, строение этих органов почти не отличается от нимфального. Но если у нимф щель органа открыта, т. е. ее края лишь в некоторых местах заходят друг за друга, то у самок проксимальный край щели налегает на дистальный, оставляя открытым только половину срединного углубления. На бедрах (рис. 14, в) щелевидные органы снаружи выглядят в виде короткой складки хитина, под которой можно рассмотреть слепую серповидную полость с удлиненным срединным выростом, направленным к основанию членика. Расположен этот орган вблизи одной из хет, при основании бедра.

Perispiculum самок представлен непарной двухлопастной пластинкой («die Brille» П. Шульце (Schulze, 1944), несущей пару длинных хет. В глубокой выемке между лопастями расположена хорошо заметная пора. У большинства особей боковых пластинок обнаружить не удалось. Это вполне согласуется с выводом П. Шульце, что для большинства Prostriata характерно отсутствие или слабое развитие бо-

ковых пластинок. Таким образом, *Ixodes lividus* не представляет в этом отношении исключения.

Амбулакральный аппарат обычного строения. Амбулакры небольшие, далеко не достигают вершины коготков. Индексы амбулакр II, III и IV пар ног равны соответственно 105, 100 и 88. Следовательно, гипертрофии первой пары ног нет, что объясняется обитанием в убежище, в непосредственной близости к хозяину.

Самец

Длина тела самца в среднем 2,2 мм. Ширина (на уровне перитрем) 1,65 мм. Общая форма тела удлинено-яйцевидная, приближается к правильному овалу (рис. 15).

Дорсальный щит овальной формы. Длина его в среднем около 2,0 мм, ширина (на уровне перитрем) 1,3—1,6 мм. Скапулы хорошо выражены, поверхность их грубоморщинистая. Пунктировка довольно редкая, грубая, с глубокими вдавлениями, в передней части развита слабее. Цервикальные борозды хорошо заметны. На цервикальных полях на уровне кокс III заметна пара продольных вдавлений овальной формы. Задне-боковые и срединная бороздки, а также 4 насечки, обрисовывающие фестоны на заднем краю тела, выражены ясно. Хеты мелкие, расположены беспорядочно. Несколько крупнее они по переднему краю щитка.

Вентральные щитки. Аданальные пластинки имеют форму почти правильных параллелограммов с шириной 0,25—0,30 мм, длиной 0,65—0,75 мм. Боковые пластинки треугольной формы, несколько более длинные. Медиальная пластинка имеет вид двух трапеций, слитых своими широкими основаниями кзади от уровня перитрем. Длина ее около 0,9 мм, наибольшая ширина — 0,7, в то время как передний и задний края по ширине едва достигают 0,2 мм. Анальная пластинка почти прямоугольной формы. Задний край ее лишь немного превышает по ширине передний, достигая 0,47 мм. Анус располагается в ее передней части.

Стернале (рис. 16, а) располагается перед половым отверстием и имеет вид небольшой непарной пластинки неправильной формы с изрезанными краями. Она значительно слабее хитинизована и светлее окрашена, чем остальные вентральные пластинки. П. Шульце (Schulze, 1935) придает этому образованию большое сравнительно-анатомическое значение. Наиболее примитивный скелет вентральной стороны тела среди *Chelicerata*, как полагает этот автор, имеет верхнеюрский *Sternarthron zitteli* Haase, у которого каждый из шести сегментов просомы имеет особое стернале¹. Из современных отря-

¹ По этому вопросу см. у В. Н. Беклемишева (1952, стр. 224).

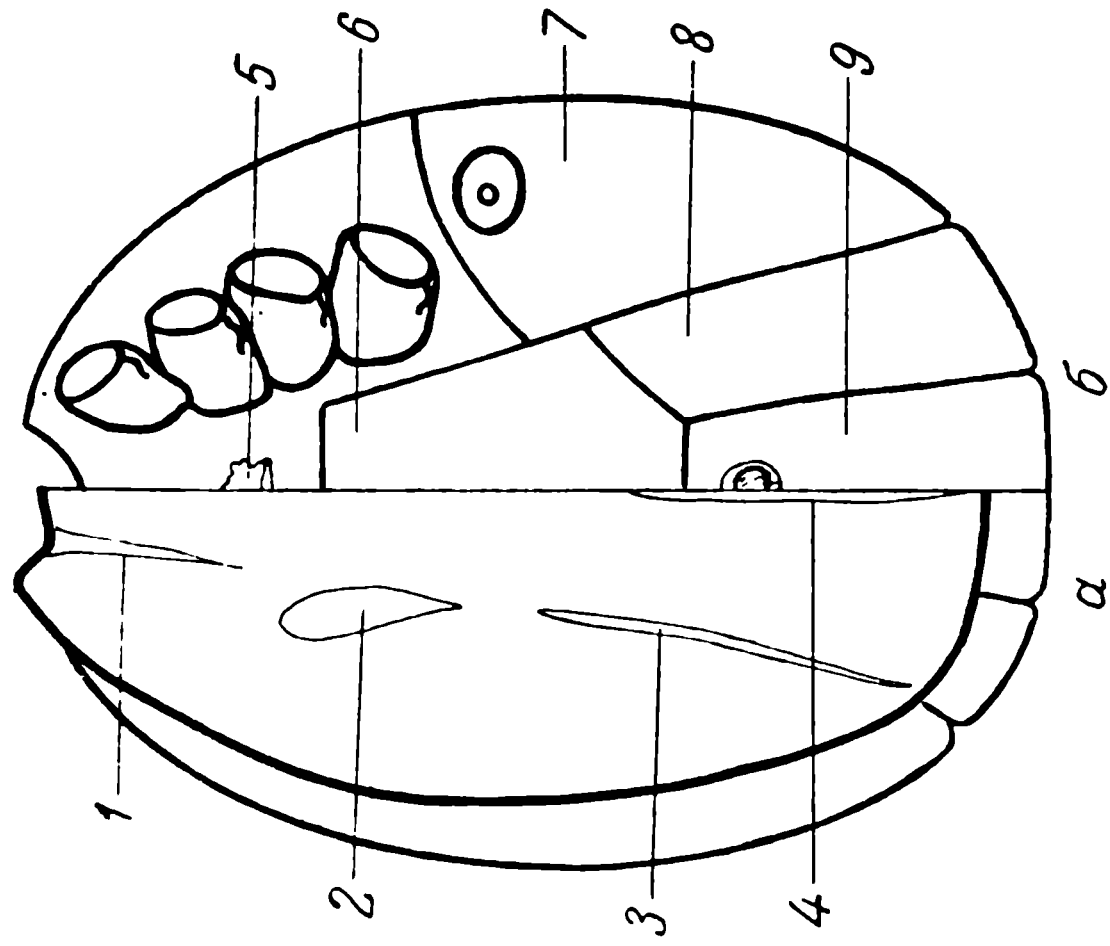


Рис. 15. Самец *Ixodes lividus*. Общий вид:

a — со спинной стороны; *б* — с брюшной стороны; 1 — цервикальная бороздка; 2 и 3 — продольные углубления; 4 — срединная бороздка; 5 — sternale; пластинки; 6 — срединная; 7 — боковая; 8 — аданальная; 9 — аданальная

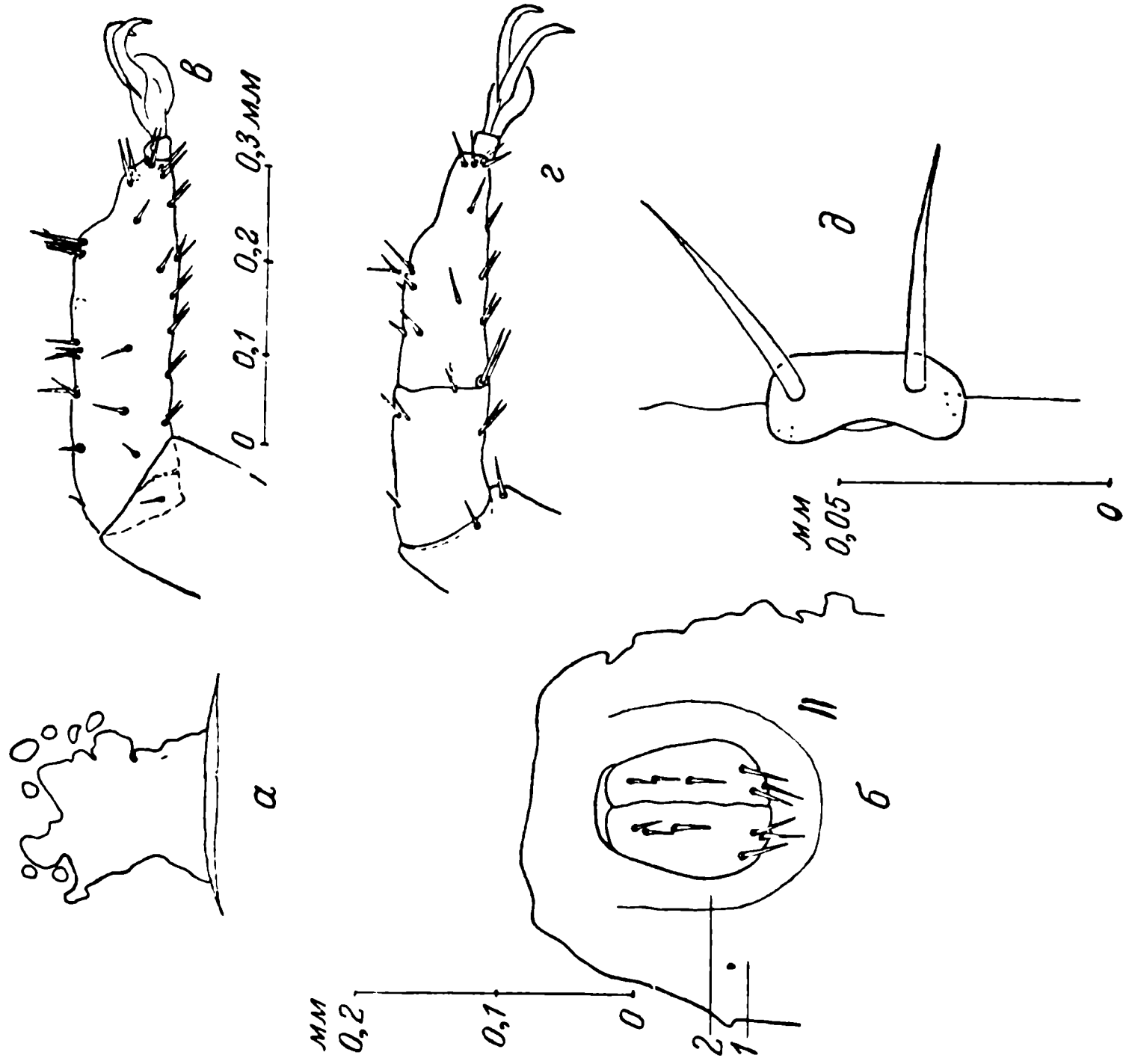


Рис. 16. Самец *Ixodes lividus*:

a — sternale; *б* — анус; *в* — лапка I; *г* — лапка IV; *д* — perispermium; 1 — аданальная пластинка; 2 — анальное кольцо

дов наиболее развитой стернальный скелет имеют *Palpigradi*, у других паукообразных он в той или иной мере вытесняется коксами. Из *Ixodidae* стернале имеют только самцы *Prostriata*; у *Metastriata* стернале полностью редуцировано. Это рассматривается как признак примитивности *Prostriata*.

У *Ixodes ricinus* стернале располагается между коксами II и частично III. Между коксами I имеются еще остатки так называемых *jugularia*. У *Ixodes arboricola* стернале уменьшилось и лежит только в пространстве между коксами II. *Jugularia* у него еще имеются, но асимметричны. У *Ixodes lividus* стернале располагается только между коксами II, *Jugularia* нет совсем. Таким образом, по этому признаку *Ixodes lividus* является прогрессивным видом. Поверхность всех брюшных пластинок мелкопунктирована и несет сравнительно небольшое число коротких хет.

Перитремы округлой формы, диаметр их достигает 0,16—0,18 мм (рис. 17, г); стигма расположена эксцентрично, ближе к переднебоковому краю перитремы. Диаметр ее 0,04 мм.

Половое отверстие в виде поперечной щели. Расположено между коксами II и III.

Анус обычной формы (рис. 16, б). Створки анального клапана продольно-овальной формы. Каждая несет по 4—6 щетинок, расположенных следующим образом: если щетинок 4, то, кроме 3 крупных нимфальных хет, в передней части створки располагается еще 1 хета значительно меньшего размера; если же хет 6, то 3 передних остаются, как у предыдущего типа, а вместо задней пары имеется 3 пары крупных хет одинакового размера. Анальное кольцо ясно отграничено от анальной пластинки только в своей задней части. На остальном протяжении оно почти слито с ней. Диаметры его $0,14 \times 0,10$ мм.

Хетотаксия тела и органы чувств. У самцов, как и у самок, наблюдается полимеризация хет и лировидных органов. Никакой симметрии в их расположении найти не удастся. *Sensilla auriformia* не найдены.

Хоботок (рис. 17, а, б, в). Длина хоботка самца достигает в среднем 0,28 мм, ширина его основания 0,20—0,28 мм. С дорсальной стороны основание хоботка имеет почти прямоугольную форму с закругленными углами. Корнуа не развиты. На дорсальной поверхности иногда имеются округлые или продолговатые вдавления, напоминающие отдельные поры поровых полей самок, но не образующие правильных групп. С брюшной стороны основание хоботка имеет форму квадрата со срезанными передними углами в местах прикрепления пальп. Задний край его посередине довольно глубоко вырезан. Аурикулы слабо выражены, чаще представлены лишь гребешком полулунной формы, иногда же отсутствуют совсем. Вентраль-

ные корнуа отсутствуют. При основании гипостома, как и у самок, располагается пара шиповидных хет, а в промежутке между основанием гипостома и местами прикрепления пальп — пара хет обычной формы. Ближе к заднему концу брюшной стороны воротничка располагаются 2 группы шиповидных хет,

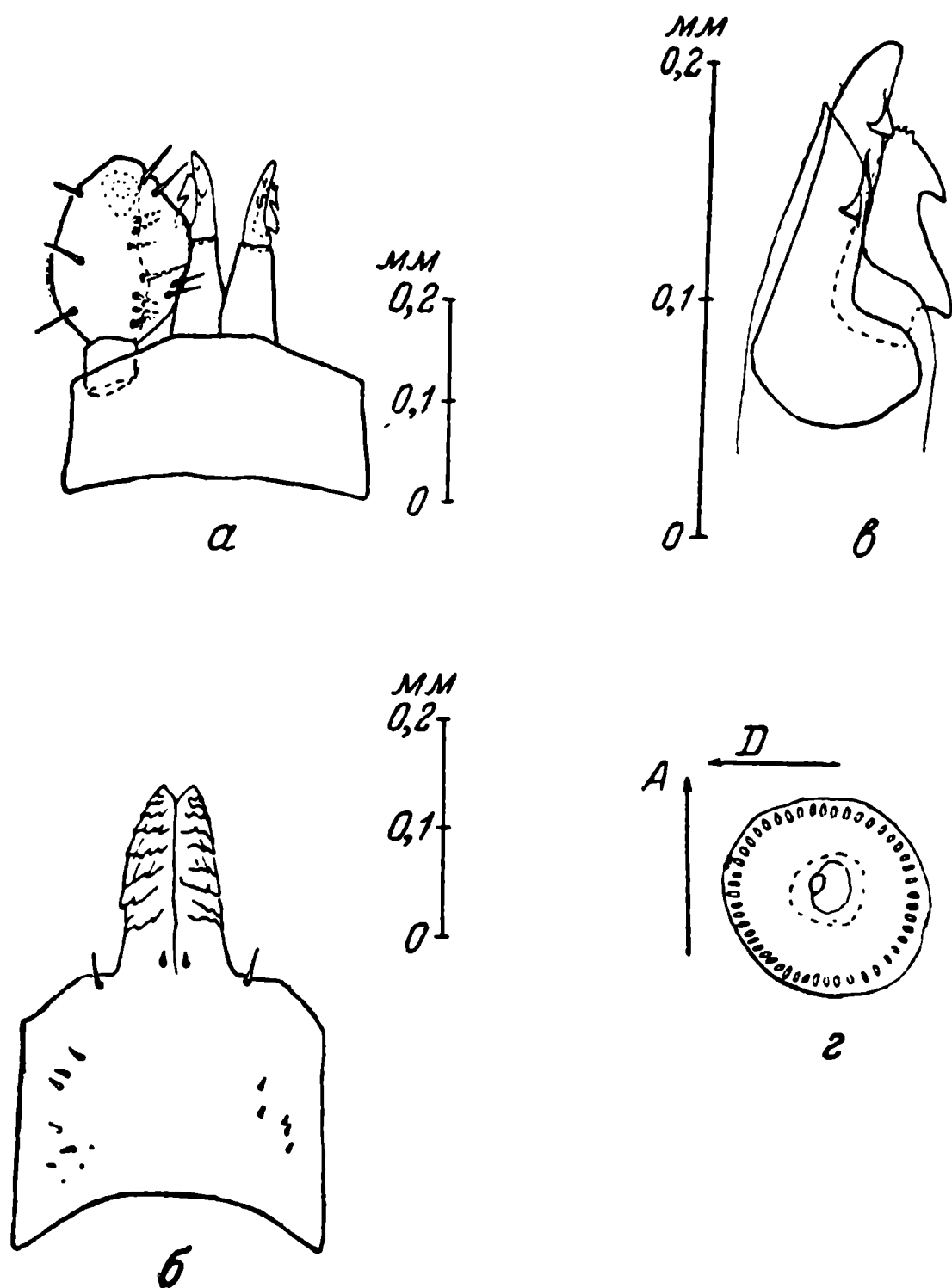


Рис. 17. Самец *Ixodes lividus*:

а — хоботок со спинной стороны; б — то же с брюшной стороны; в — хелицеры; г — перитрема

состоящие из 5—6 хет каждая. Расположение хет внутри групп варьирует и может быть различным на обеих сторонах у одной и той же особи.

П а л ь п ы короткие, достигают всего лишь 0,19 мм длины. Граница между II и III члениками почти незаметна. Длина II членика 0,095, III — 0,093 мм. Углубление на внутренней поверхности этих члеников выражено слабо. По инфра-интернальному краю пальп располагаются хеты, количество, форма и расположение которых сильно варьируют.

Гипостом очень короткий — 0,14—0,16 мм, т. е. равен или лишь слегка превышает по длине гипостом нимфы. Передний конец его глубоко вырезан и образует две вершины. Средняя бороздка на большом протяжении переходит в щель. Вооружение гипостома сильно редуцировано. Боковые зубцы выступают совершенно незначительно, внутренние превратились в небольшие слитые гребешки, заметные лишь в виде 8—9 ломаных поперечных линий. В противоположность этому, хелицеры самца довольно хорошо развиты: они сравнительно крупны, почти в два раза превышают по длине хелицеры нимф. Однако и здесь можно заметить некоторые признаки редукции. Так, интернальный отросток хелицер не имеет заостренного конца, направленного кнаружи, как у питающихся стадий. Дорсальный отросток как отдельное образование не обособлен. Вместо него на дорсальной стороне интернального отростка можно заметить два зубцевидных отростка, направленных вверх и назад. Зубцы экстернального отростка менее массивны, чем у самок и иначе расположены: 3—4 из них направлены вперед в виде вилки, а 2 наружу.

Ноги самцов приблизительно одинаковой длины (1,2—1,35 мм), немного короче, чем у самок. Коксы той же формы, что и у самок. Бугорок на дорсальной стороне лапок характерный для представителей группы, слабо намечен (рис. 16, в, г). Строение органа Галлера не отличается от такового у самок (Schulze, 1941). Нам лишь иногда приходилось наблюдать уменьшение числа хет в заднем пучке до 4.

Щелевидные органы располагаются на голенях, переднелапках всех ног и на лапках I. На переднелапках щель органа имеет с наружной стороны на конце расширение, затянутое перепонкой. Передний край щели довольно глубоко уходит под задний, чего у нимф мы не наблюдали. На голенях расширения щели нет. Вообще, форма щели варьирует не только на различных парах ног, но и на одной и той же паре у различных экземпляров. Для всех вариантов остается общей только щелевидная форма и наличие в средней части щели слепого углубления.

Perispirillum (рис. 16, д) сходен с таковым самок, только пластинка, несущая хеты, имеет более округленные боковые части.

Амбулаторный аппарат представляет интересную особенность: амбулакры I пары ног значительно менее остальных. Индексы для лапок I—III следующие: I — 100, II — 142, III — 158, IV — не измерен. Это вполне можно объяснить особенностями биологии самцов норových иксодид. Как

известно, они не нападают на хозяев и, следовательно, не нуждаются в приспособлениях для зацепления за движущееся животное.

Общий сравнительно-морфологический анализ отдельных признаков *Ixodes lividus* Koch

Детальное рассмотрение постэмбрионального развития *Ixodes lividus* приводит к выводу, что все части тела клеща претерпевают от стадии к стадии не только постепенное увеличение размеров, но и качественные морфологические изменения. Особенно резко это выражено в вооружении гипостома, в строении хелицер, в строении perspirillum, в хетотаксии анальных клапанов и тела. Проследим изменение от стадии к стадии всех этих признаков (табл. 3).

Гипостом. Длина гипостома увеличивается от стадии к стадии приблизительно в два раза или несколько менее. Однако у самцов наблюдается иное явление: длина гипостома их почти равна длине его у нимф (0,14—0,16 мм вместо 0,10—0,14 мм), т. е. при превращении нимфы в самца гипостом почти не увеличивается. Сравнение вооружения гипостома разных стадий показывает, что если у нимфы и у самок число зубцов последовательно увеличивается, то у самцов зубцы наоборот исчезают, и на их месте мы находим лишь слабые зигзагообразные гребешки. Таким образом, наблюдается редукция вооружения гипостома даже по сравнению с более ранними стадиями развития.

Хелицеры. Размеры хелицер увеличиваются в каждой последующей стадии. Даже у самцов длина их интернального отростка почти вдвое превышает длину его у нимф. Вооружение экстернального отростка также претерпевает ряд последовательных изменений. Так, личинки обладают наименьшим числом зубцов (4), направленных только кнаружи. У нимф 5 зубцов, причем 2 из них направлены вперед и лишь 3 кнаружи. У самок число зубцов увеличивается до 6, из них кнаружи направлены 4. У самцов число зубцов совпадает с таким у самок (реже меньше), но кнаружи направлены только 2 зубца. Остальные 4 малы и образуют «вилку» на переднем конце отростка. Некоторая редукция намечается у самцов и на дорсальном отростке, который распадается на 2 зубца, приросших к интернальному отростку.

Сравнение степени редукции отдельных ротовых органов у самцов *Ixodes lividus* показало, что афагия этой стадии значительно меньше сказалась на строении хелицер, чем на строении гипостома. Это, по мнению В. Н. Беклемишева (личное сообщение), может быть связано с использованием хелицер

самцами иксодовых клещей в качестве копулятивных конечностей, что имеет место и у *Ixodes lividus*.

Perspicillum. В ходе метаморфоза клеща наблюдается постепенное исчезновение боковых пластинок, хорошо выраженных у личинок, значительно менее ясных у нимф и совсем отсутствующих у имаго. Пластинки эти, по данным П. Шульце (Schulze, 1944), в группе Prostriata развиты только у более примитивных форм (например, у *Endopalpiger heroldi*), в группе же Metastriata всегда отсутствуют. Очевидно, отсутствие их можно рассматривать как признак прогрессивный.

Анальный клапан. Вооружение анального клапана *Ixodes lividus* на молодых стадиях довольно постоянно. Так, у личинок всегда только 1 пара хет (по 1 хете на каждой створке клапана), у нимф — 3 пары. Индивидуальной изменчивости обычно здесь не наблюдается. У самок и самцов общее расположение анальных хет остается таким же, как у нимф, но все волоски или часть их могут удваиваться или даже утраиваться в числе. Признак удвоения анальных щетинок, как указывает П. Шульце (Schulze, 1942 а), является характерным для всей группы норовых *Ixodes*. Вопрос о вооружении анального клапана и его значении в систематике клещей является спорным. Так, Б. И. Померанцев (1936) расценивал этот признак как признак крупного таксономического значения и делил клещей сем. Ixodidae по характеру расположения анальных хет на две группы: Palaeochaeta с подсемействами Ixodinae (род *Ixodes*), Margaropinae, (роды *Margaropus*, *Boophilus*) и Haemaphysalinae (род *Haemaphysalis*), и Neochaeta с подсемейством Rhipicerphalinae. П. Шульце пытается опровергнуть правильность положений Б. И. Померанцева на том основании, что признак хетотаксии анального клапана подвержен значительной индивидуальной изменчивости. Однако различные вариации, как признает и сам П. Шульце, осуществляются лишь за счет удвоения имеющихся хет, а не за счет появления новых элементов, почему общий характер расположения хет не меняется. В частности, схема расположения хет у *Pholeoixodes* (норовых *Ixodes*) может быть легко сведена к типичным для *Ixodes* трем парам хет, равномерно расположенным на створках клапана.

Если признак числа анальных хет не может служить крупным таксономическим признаком, то признак характера расположения щетинок на клапане является реальным. Таксономическое значение имеет также и характер хетотаксии всей брюшной стороны тела личинок. Как мы уже указывали, по числу брюшных краевых хет личинки клещей сем. Ixodidae естественно распадаются на те же две группы, какие выдвинул Б. И. Померанцев, пользуясь только признаком расположения

анальных щетинок. Очевидно, признаки хетотаксии тела и анального клапана коррелятивно связаны между собой и группы *Palaeoschaeta* и *Neoschaeta* реально существуют.

В хетотаксии тела клещей наблюдается явление возрастной полимеризации хет, отмеченное также рядом авторов для гамазовых клещей (Ланге, 1948; Нельзина, 1951) и для аргазид (Поспелова-Штром, 1953). Так, если хетом личинок строго постоянен и представлен, как правило, парами хет, лишь в редких случаях удваивающихся, то уже у нимф число хет значительно увеличивается. Тщательный анализ хетотаксии нимф показывает, что в большинстве случаев личиночные хеты оказываются удвоенными или даже утроенными. Но полимеризация происходит не равномерно: хета одной стороны может оказаться удвоенной, а с другой стороны она может оставаться одинарной или утроиться. Кроме того, у нимф появляются и совсем новые щетинки, причем сразу в полимеризованном виде. Большинство нимфальных хет уже трудно гомологизовать с личиночными. В еще большей степени это относится к самцам и самкам, где гомологизация совершенно невозможна.

Таким образом, хетом личинок по мере развития клеща претерпевает крупные изменения, связанные, очевидно, с гигантскими размерами тела взрослых форм по сравнению с личинками. То же самое можно сказать и о лировидных органах. Что касается *sensilla auriformia*, то и у нимф и у самок число их по сравнению с личинками увеличивается незначительно. Повидимому, эти образования менее подвержены изменению, чем более просто устроенные лировидные органы, и изучение их расположения может дать дополнительный материал при определении сегментного состава тела клещей.

Помимо возрастных изменений, как уже отмечалось выше, наблюдается значительная **индивидуальная изменчивость** большинства признаков на каждой стадии развития клеща. Так, у нимф и самок наблюдается сильная изменчивость степени развития корнуа. Особи одной популяции могут быть расположены в ряд, на одном конце которого корнуа полностью отсутствуют, а на другом довольно хорошо развиты. У самок наблюдается значительная индивидуальная изменчивость в вооружении гипостома. Число боковых зубцов не строго постоянно; еще сильнее варьирует число внутренних зубцов. В органе Галлера у всех стадий варьируют форма и расположение щетинок в камере. Форма и размеры перитрем изменяются от мелких округлых, до крупных овальных. Поровые поля также могут быть то более округлыми ($0,16 \times 0,16$ мм), то овальными ($0,16 \times 0,18$ мм). Сильно варьирует хетотаксия ног на всех стадиях развития.

Таким образом, *Ixodes lividus* характеризуется сильной индивидуальной изменчивостью многих своих признаков. В связи с этим трудно сравнивать полученные нами морфологические данные с описаниями П. Шульце. Так, при определении *I. lividus* из Московской обл. по определителю немецких видов рода *Ixodes* этого автора, часть признаков наших клещей приближает их к *I. lividus obotriticus*, другая часть — к *I. lividus bavaricus*, причем в различных комбинациях у разных особей. Это говорит о том, что либо П. Шульце при выделении подвидов не учел индивидуальных вариаций клеща, либо мы имеем дело с иной формой (подвидом), которой не имел этот автор. Последнее предположение, однако, еще ничем не подтверждается.

БИОЛОГИЯ *IXODES LIVIDUS* Koch

Методика работы

Биология *Ixodes lividus* изучалась нами как в полевых, так и в лабораторных условиях. Полевые работы сводились к одновременному наблюдению за клещами и их хозяевами при обследовании нор береговых ласточек — мест обитания *Ixodes lividus*. При этом устанавливалось наличие клещей и их обилие в отдельных норах, распространение в пределах одной колонии, условия существования в норах ласточек в различные периоды их жизни, взаимоотношения клещей и хозяев и т. п. Для решения этих вопросов мы провели осенью 1945 г., в период, когда число клещей в норах максимально, рекогносцировочное обследование 15 колоний в Московской, Рязанской и Калужской областях. Результаты дали возможность судить о частоте встречаемости клещей в поселениях ласточек и позволили наметить 6 колоний для проведения стационарных наблюдений. В этих колониях круглый год проводилось изучение температурных условий в норах ласточек, биологии клещей и хозяев, процесса заселения новых колоний клещами и т. д.

Под стационарные наблюдения были взяты следующие колонии:

1. Рязанская область, станция Дивово, деревня Вакино. Старая колония из 30 нор на надпойменной террасе р. Оки. Эта колония интересна тем, что во время половодья не заливается водой.

2. Новая колония из 330 нор, расположенная там же, но на самом берегу р. Оки. Берег, в котором вырыта колония, ежегодно смывается полый водой, в связи с чем гнезда ее постоянно обновляются. Обследования проводились весной и осенью 1946 г.

3. Станция Москворечье Курской ж. д. Колония из 220 гнезд, расположенная напротив дома бакенщика, близ с. Коломенское. Обследовалась

весной и осенью 1946 г., а также зимой 1947. Половодьем 1947 г. была полностью смыта.

4. Там же. Свежая колония из 300 гнезд, вновь построенная весной 1947 г. на месте предыдущей (рис. 18, 19). Эта колония являлась объектом особенно тщательного изучения.

5. Станция Москворечье, деревня Братеево. Песчаный карьер в стороне от реки. Маленькая, старая колония, содержащая всего 10 гнезд.

6. Станция Люберцы, деревня Чагино. Старая колония из 30 гнезд на высоком берегу реки Москвы. Во время половодья водой не заливается, в связи с чем существует уже не один год.

Обследование нор колоний мы производили снизу; однако это было не всегда возможно. В случае недоступности гнезд снизу, обследование приходилось производить сверху с поверхности обрыва. В каждой колонии брались пробы, число которых зависело от сезона и от числа в ней гнезд. Летом в колониях, содержащих не менее 30 гнезд, пробы брались из каждого пятого гнезда; если же гнезд было менее 30 — исследовалось каждое третье. Весной, до прилета ласточек, а в части колоний и осенью, после отлета птиц, осматривались все 100% гнезд, если их было не более сотни. Если же гнезд в колонии было больше — осматривалось 50—30% их. Поскольку повторное обследование одних и тех же гнезд не дает вполне сравнимых результатов, при стационарных наблюдениях пробы брались из каждого пятого гнезда с таким расчетом, чтобы каждый раз исследовались новые норы, соседние с обследованными в предыдущий раз.

Температура нор измерялась термометром, укрепленным на длинной палке; при суточных наблюдениях употреблялся термометр, к которому был привязан шнур. Термометр этот продвигался вглубь норы палкой с развилком на конце. Применение шнура позволяло следить за температурой в норе, не нарушая целостности узкого входного канала и не мешая птицам посещать гнездо. Измерения температуры в гнездах проводились круглый год в различные часы суток, при одновременном измерении температуры наружного воздуха в тени, на расстоянии 0,5 м от обрыва, на высоте расположения гнезд.

Обследование нор ласточек на заклещевание проводилось сбором клещей из разных частей норы. Прежде всего просматривалось гнездо, затем субстрат из-под него.

Гнездо ласточки помещается в особом углублении дна гнездовой камеры и для извлечения его мы применяли загнутую вниз вилку, укрепленную на длинной палке, при этом к обрыву, ниже отверстия исследуемой норы подставляли четырехугольную ванночку (например, фотографическую кювету). Сыпучий субстрат добывали ложкой, укрепленной на палке и помещали в плотно завязывающийся мешочек, во избежание расползания его мелких обитателей. В мешочек вкладывалась этикетка с данными о глубине норы, температуре внутри нее, влажности субстрата и т. п. Собранные материалы в дальнейшем подвергали исследованию в лабо-



Рис. 18. Колония береговых ласточек близ села Коломенского напротив дома бакенщика (ст. Москворечье, Курской ж. д.). Правая часть

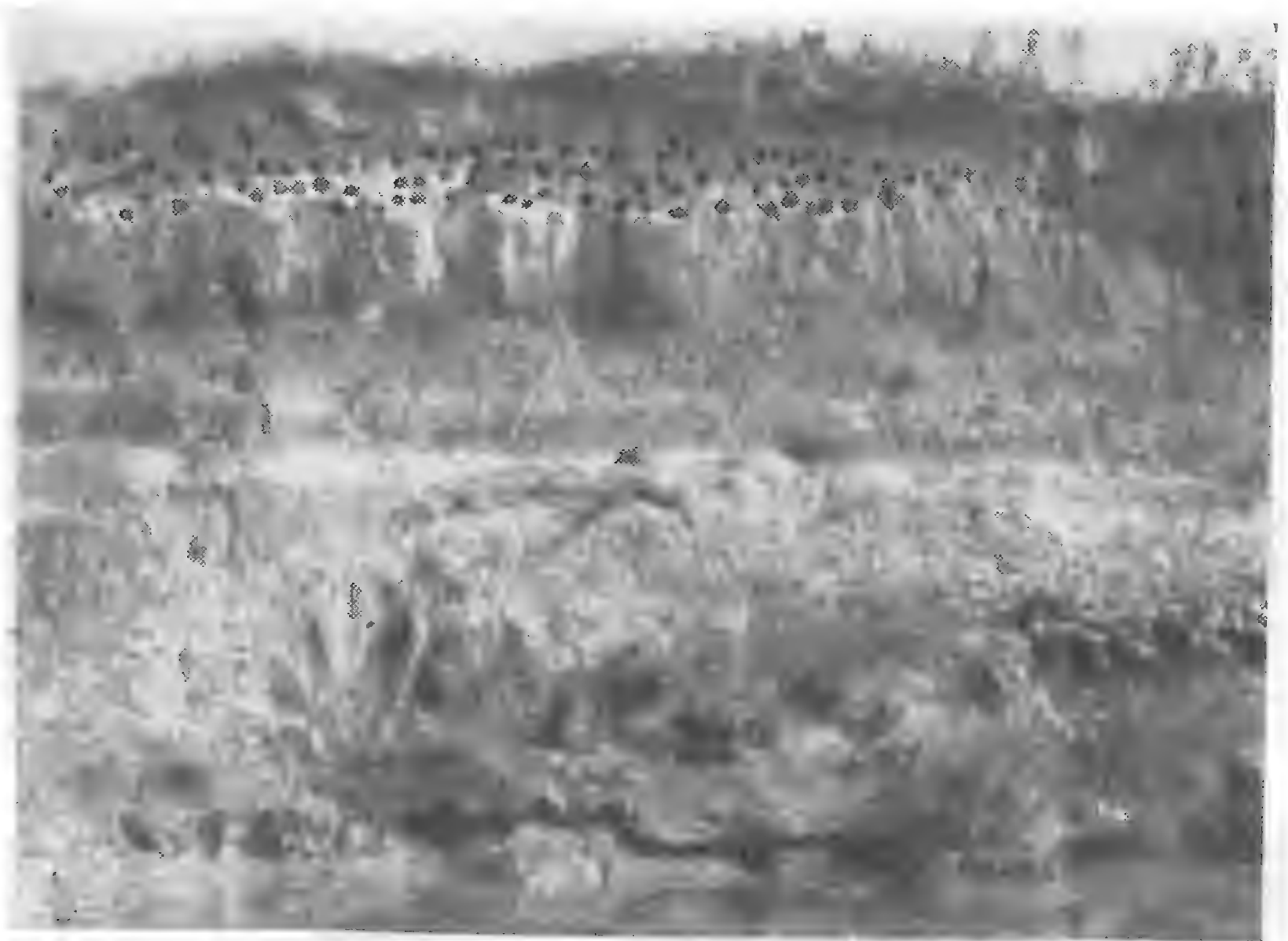


Рис. 19. Та же колония. Левая часть

ратории. В тех случаях, когда требовалась только констатация наличия клещей в норе, содержимое ее просматривалось на месте.

Выборка клещей из гнезд и их количественный учет проводились в лаборатории либо вручную под бинокулярной лупой, либо с помощью эклектора. Для наших исследований мы использовали две модели: первая представляла собой две четырехугольные жестяные воронки, плотно надевающиеся одна на другую своими расширенными концами (рис. 20, а).

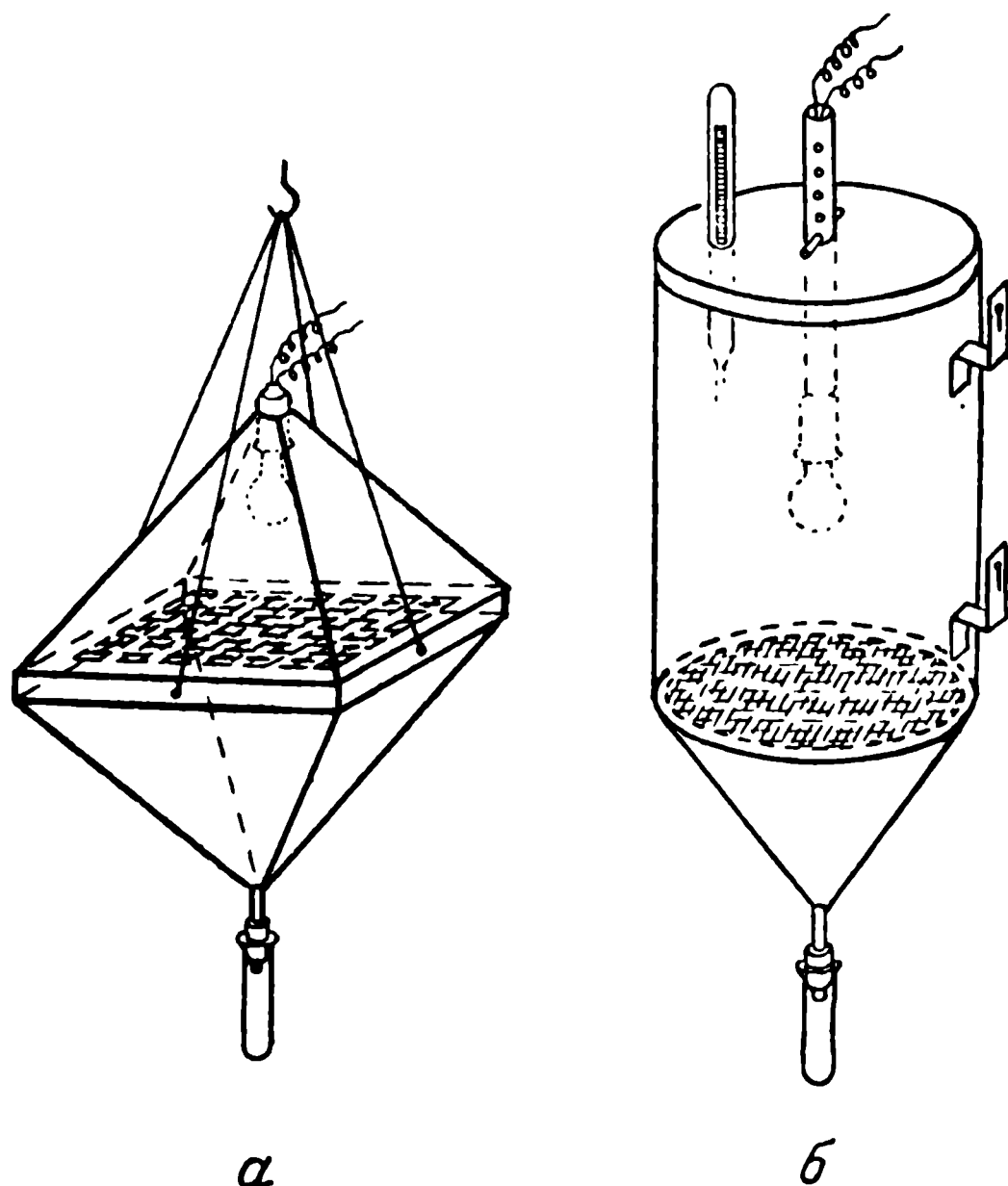


Рис. 20. Две модели эклектора. Описание см. в тексте

В нижней воронке помещалось сито — металлическая пластинка с отверстиями диаметром 4—5 мм, расположенными на таком же расстоянии одно от другого. Оттянутый конец нижней воронки пропускался сквозь плотно пригнанную резиновую трубку, вставленную в пробирку с водой. В узкое отверстие верхней воронки был пропущен электрический провод с патроном внутри воронки. Расстояние от ввернутой в патрон лампочки (25 вт) до сита было равно приблизительно 5—6 см. Края воронок смазывались вазелином, во избежание выползания членистоногих через щели. В процессе работы обнаруживалось, что при надевании верхней воронки на нижнюю, между краями воронок образуются щели, позволяющие мелким животным выползать из прибора. Замазывание щели вазелином не помогало делу, так как при нагревании жести вазелин расплавлялся и стекал вниз, оставляя щели открытыми. Вместе с тем, в описываемом аппарате нельзя было следить за процессом нагревания материала и большая часть тонкопокровных членистоногих, в том числе и личинок *Ixodes lividus*, погибали от перегрева, не успев выползти из материала. В связи с этим была сконструирована новая модель эклектора (рис. 20, б). Аппарат представлял собой высокий жестяной цилиндр, наглухо припаянный к воронке. Сверху он закрывался крышкой с двумя отверстиями: одно — для стержня

с электрическим патроном на нижнем конце, двумя пазами для проводов и рядом отверстий для втулки, регулирующей глубину погружения стержня внутрь цилиндра; второе — для термометра. В месте перехода цилиндра в воронку, на особой закраине помещалось сито. Сито имело вид круглого диска с отверстиями диаметром 5 мм, расположенными на таком же расстоянии одно от другого. К двум противоположным краям сита были припаяны длинные ручки, облегчавшие опускание сита с материалом внутрь прибора. Эклектор описанной конструкции допускал наблюдение за температурой внутри цилиндра и регулирование расстояния лампы от исследуемого материала, т. е. быстроту и степень его прогрева. Через верхнее отверстие цилиндра животным мешали выползать яркий свет и высокая температура стенок прибора.

Для выяснения некоторых вопросов, связанных с биологией береговых ласточек, и для их паразитологического обследования (наружного осмотра, анализа крови и исследования внутренних органов) мы производили отлов птиц. Отлов взрослых особей оказалось удобнее производить с восходом солнца, так как в это время ласточки дружно начинают вылетать из нор, а повешанная заранее сеть не отпугивает их. В период кормления птенцов лов птиц удобно производить и днем. Отлов производился с помощью рыболовной сети, размером $1,5 \times 2,5$ м с ячейками около 1,5 см в диаметре. Сеть растягивалась вдоль обрыва таким образом, что один конец ее укреплялся по верхнему краю обрыва, а другой ниже уровня расположения нор. Ласточки, вылетая из нор, попадали головами в петли сети и запутывались в ней. Этим методом отлов птиц производился одним человеком. Однако удобнее лов производить двум лицам, — при этом боковые края сети укрепляются на длинных палках, каждая из которых находится в руках одного исследователя. Сеть только прикладывается к обрыву и может быть быстро перенесена на новое место.

Пойманные ласточки осматривались на заклещевание; затем брались мазки крови, после чего птиц кольцевали и выпускали. Около 15 взрослых птиц и 10 птенцов было взято в лабораторию. Птицы, погибшие в лаборатории, а также найденные мертвыми, использовались для исследования мазков из их внутренних органов. В лаборатории ласточки содержались в обычных клетках. Содержание этих птиц в неволе затруднялось неспособностью их самостоятельно брать пищу. Легче, чем содержание взрослых ласточек, удавалось воспитание их птенцов (всех возрастов). Содержались они в гнезде из ваты, помещенном в низкий стеклянный стакан или жестяную банку. Кормление птенцов не представляло трудностей, так как с самого начала жизни в неволе они открывали рот в ответ на затемнение, имитирующее влет родителей в нору, или при длительном голодании.

Собранные в природе клещи содержались и разводились в лаборатории по методу, принятому в клещевой лаборатории

Института малярии и медицинской паразитологии Министерства здравоохранения СССР. Клещи содержались в садках с дифференцированной влажностью, представляющих собой видоизмененную модель пробирки, предложенной А. И. Щуренковой для разведения moskitov (Щуренкова, 1936). В этих садках-пробирках создается довольно широкий диапазон влаж-

ности и клещи имеют возможность выбрать оптимальные для себя условия (рис. 21). Для выяснения влияния температурных условий на скорость эмбрионального развития и линьки клещей пробирки с клещами помещались в термостаты с различной температурой и в холодильник.

Кормление клещей в лаборатории проводилось на млекопитающих и птицах: на белых мышах, кроликах, чечетках, курах и на настоящих хозяевах клещей — береговых ласточках разных возрастов. При этом использовалась методика, введенная в СССР М. В. Поспеловой-Штром (Поспелова-Штром, 1935а, 1941).

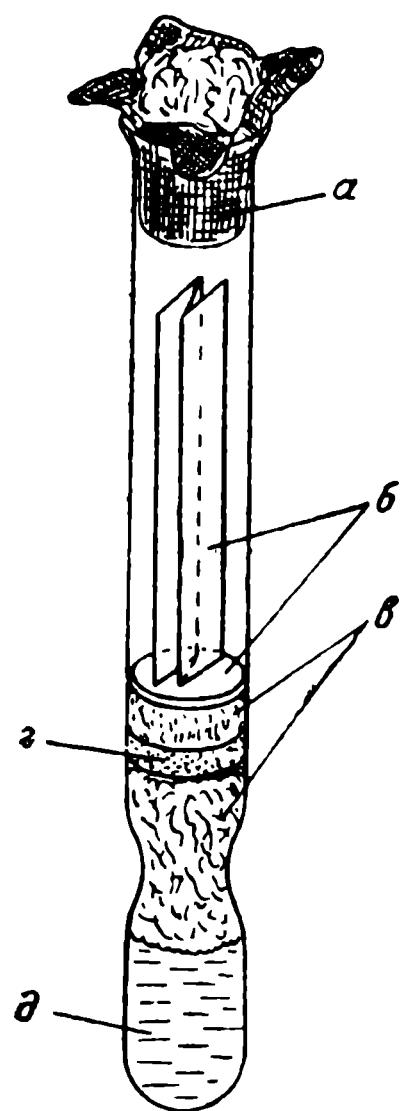


Рис. 21. Садок-пробирка для содержания клещей:

а — ватно-марлевая пробка; б — клещи; в — вата; г — песок; д — вода;
 — фильтровальная бумага;

Клещи кормились на кроликах и мышах под наклейкой, расположенной на спине животного, где предварительно выстригалась шерсть. На шею животного надевался воротник из жести или другого материала. Размеры воротника зависели от вида животного. Так, для мышей наружный диаметр воротника был равен 4,5, внутренний 1,2 см, а для кролика, соответственно 23,5 и 5,5 см.

При кормлении на птицах наклейка помещалась на голове. У чечеток выстригались на голове перья и на оголенное место наклеивался коллодием колпачок из тонкой, но плотной материи. Воротник для чечеток изготовлялся из фотографической пленки. Наружный диаметр его был равен 7 см, внутренний 1,2 см. Воротник очень мало стеснял птиц, позволяя им при известном навыке даже летать.

У курицы и петуха перья выстригались вокруг основания гребня. Колпачок приклеивался к голове птицы таким образом, чтобы гребень, служащий в данном случае для кормления клещей, оказывался целиком внутри колпачка. Для кур воротники изготовлялись из картона с наружным диаметром 25, внутренним 5,5 см.

На ласточках кормление проводилось без наклеек. Птица помещалась в небольшую широкогорлую стеклянную банку, куда выпускались по счету и клещи. Под птенцов при этом, во избежание их охлаждения, подкладывалась гигроскопическая вата. На следующий день птицу переносили в проволочное сетчатое ведро, которое ставилось на подставке над водой. В воду проваливались сквозь сетчатое дно ведерка отпавшие сытые клещи. Иногда на дно ведерка помещалось несколько слоев фильтровальной бумаги, в щели которой прятались отпадавшие с хозяина клещи.

Число клещей, которые могут насосаться на одной ласточке, без заметного вреда для нее, зависит от возраста и состояния птицы, от стадии клещей и от места их прикрепления. Взрослая птица может легко накормить примерно до 20 личинок или 2—3 самок клеща одновременно, голый или начавший покрываться пером птенец — 3—4 нимфы или 1—2 самки. Большие партии могут сильно ослабить птиц и не дать хороших результатов кормления клещей.

Описанная выше методика полевых и лабораторных наблюдений оказалась вполне достаточной для решения вопросов биологии *Ixodes lividus* и выяснения связи ее с биологией хозяина.

Биология береговой ласточки

Распространенная у нас обыкновенная береговая ласточка представляет собой подви́д *Riparia riparia riparia* L. По данным Г. П. Дементьева (Бутурлин, Дементьев, 1937), в пределах Советского Союза она встречается от Лапландии и дельты Печоры до Крыма и Кавказа в Европейской части СССР и от устьев Колымы до Аральского моря и Закаспийского края в Азиатской части. Зимует она, вероятно, в Восточной и Южной Африке и в Индии.

Широкий ареал распространения вызывает большие колебания в фенологии этой птицы. Так, в Южной России период ее гнездования начинается во второй трети апреля, в Средней — в конце этого месяца (Мензбир, 1893), а в Московской области — только во второй половине мая. В пределах СССР, как правило, в течение гнездового периода наблюдается один выводок птенцов. Повторные кладки могут быть только вынужденными в случае разорения первого гнезда. Для Западной Европы и Северной Африки отмечают два вывода (Hartert, 1910).

Сроки насиживания яиц и выкармливания птенцов береговой ласточки нам не были известны; в связи с этим пришлось проводить соответствующие наблюдения параллельно с изучением биологии *Ixodes lividus*. Позднее, уже при обработке материала, А. Г. Банников любезно предоставил нам в рукописи свой «Экологический очерк гнездовых колоний береговой ласточки» (Банников, 1954). Данные, приведенные там, в основном подтвердили наши наблюдения и дополнили их рядом интересных биологических сведений.

Прилет ласточек и устройство колоний. Прилет ласточек в Московской области (по наблюдениям 1946 и 1947 гг.) сильно растянут. Первых птиц мы наблюдали 14—15 мая, в то время как новые стаи продолжали появляться до последних

чисел этого месяца. Селятся береговые ласточки обычно по рекам, роя норки в их обрывистых берегах, а также в песчаных карьерах, железнодорожных откосах и других местах, не связанных с водой. Норы располагаются колониями от 10 до 1000 нор на обрыве, одиночные норки встречаются редко.

Прилетевшие ласточки в течение нескольких первых дней носятся стаей над рекой, выбирая более удобное место для поселения. Лишь дня через три начинается устройство колонии. При этом старые заброшенные норы используются прилетевшими ласточками только в качестве временных убежищ, на период постройки новых гнезд. Лишь один раз в старом гнезде нами было обнаружено свежее яйцо ласточки, но и в этом случае птицы в гнезде не поселились. Причина незаселения ласточками старых нор неясна. Еще М. А. Мензбир (1893) отмечал, что «часто колония пустует без видимых причин, а ее обитатели выстраивают себе новую на некотором расстоянии от старой». Быть может известную роль в этом играют обвалы обрывистых берегов рек, в которых располагаются колонии ласточек¹.

Места основных гнездовий ласточек часто существуют не более одного-двух лет, почему инстинкт возвращения птиц в старые колонии может быть ослабленным. С другой стороны, возможно, что определенную отпугивающую роль играют и паразиты, в массе размножающиеся в гнездовых норах (Банников, 1954). В результате с весны у ласточек всегда идет интенсивная работа по сооружению новых гнездовых нор. В рытье нор принимают участие оба партнера пары. За день, по данным А. Г. Банникова, они успевают вырыть 6—8 см. Таким образом, весь процесс сооружения норы занимает от 5 до 12 дней, в зависимости от твердости грунта и глубины норы.

Готовая норка — горизонтальный или слегка наклонный ход длиной от 30 см до 3 м (Бутурлин, Дементьев, 1937). Наиболее обычной глубиной, по нашим данным, является 35—45 см (69,5% всех обследованных нор). Наружный вход в нору представляет собой круг или овал с полуосями 3,33—3,8, 2,12—2,22 см. В глубине норы ход расширяется в гнездовую камеру, дно которой имеет углубление для помещения гнезда. После того как нора сделана, птицы приступают к устройству самого гнезда из стеблей трав, соломинок, перьев и пуха различных птиц. Весь этот материал подбирается с земли и укладывается рыхло на дно гнездовой камеры. Наиболее пригоден для постройки колоний ласточек илистопесчаный грунт. Чисто глини-

¹ Немалую роль в процессе разрушения этих берегов играют и сами поселения ласточек (Волчанецкий, 1926).

стый, песчаный грунт и чернозем менее пригодны. Расположение гнезд в колонии зависит от свойства грунта. Например, колония, изображенная на рис. 18 и 19, вырыта в мягком, малосыпучем однородном грунте. Норы в данном случае расположены довольно беспорядочно. Вторая колония (рис. 22) в 200—250 м от первой устроена в очень плотном, совершенно

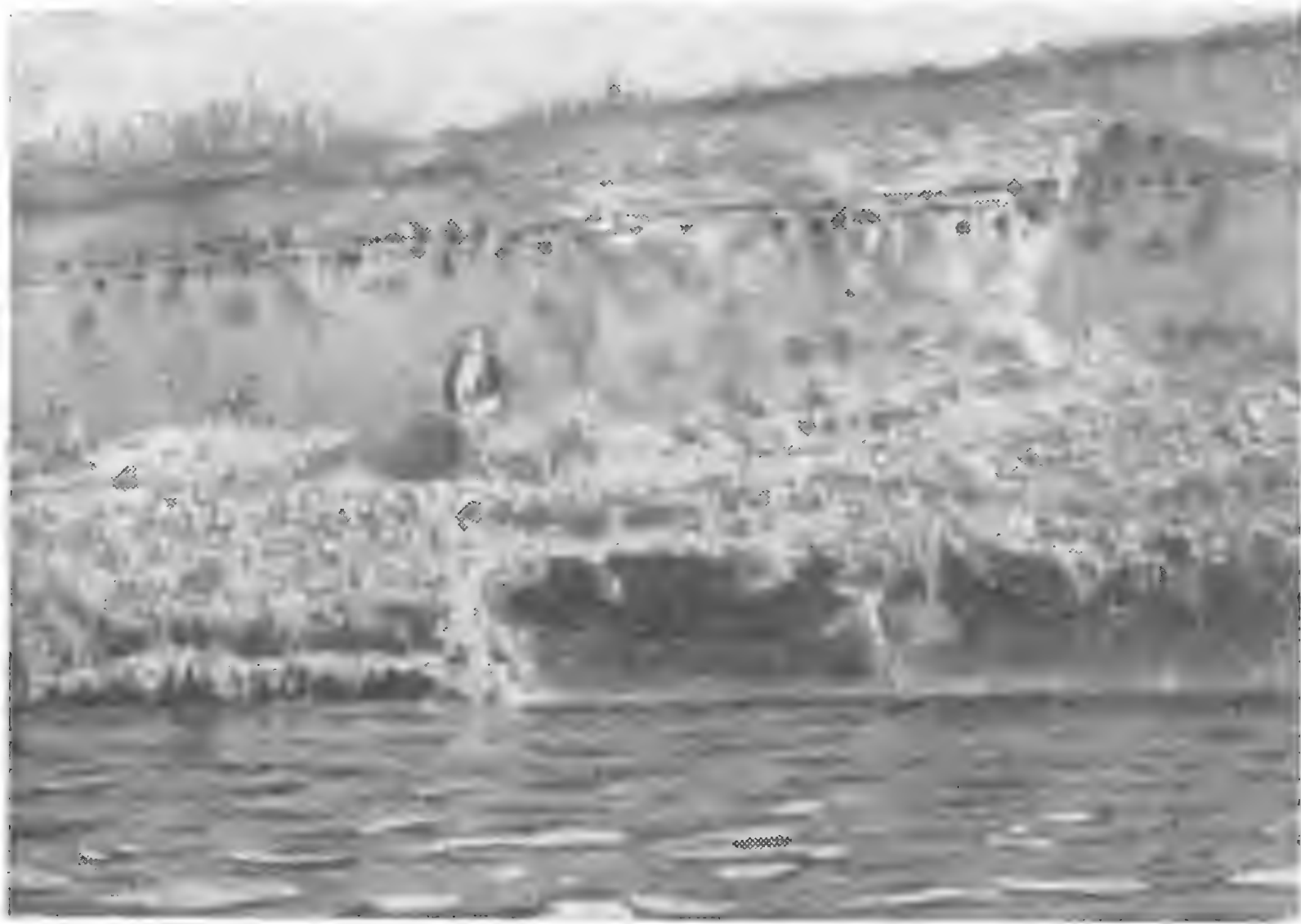


Рис. 22. Колония береговых ласточек напротив села Коломенского

не осыпающемся грунте. Здесь норы тянутся строго в две линии, очевидно, в слоях наименее твердых аллювиев.

Период яйцекладки и насиживания яиц. Яйцекладка начинается в первых числах июня. Период яйцекладки в целом у береговой ласточки сильно растянут. Так, нам приходилось находить свежие яйца от 28 мая до 17 июня. Это связано с растянутыми сроками прилета, а также с неодновременностью окончания постройки гнезд даже в одной стае.

В процессе насиживания яиц принимают участие оба пола. В течение суток птицы насиживают значительно менее 23 часов — срока, указанного С. Нордбергом (Nordberg, 1936) в качестве обычного для птиц. Очевидно, норный характер гнезд ласточек способствует сохранению в них повышенной температуры в течение долгого времени, что позволяет ласточкам оставлять гнездо на относительно длительный срок. Период насиживания занимает 14—18 дней. Первые птенцы появляются

в конце июня. Такая длительность периода насиживания характерна для всех видов птиц, гнездящихся в дуплах, норах и т. п., в то время как открыто гнездящиеся воробьиные насиживают свои яйца меньший срок (Дементьев, 1937).

Воспитание птенцов. Птенцы остаются в гнездах 16—20 дней. Взрослые птицы в это время уже не ночуют в гнездах, используя для этой цели либо прошлогодние норы, предварительно очищенные от старых гнезд, либо роют себе новые «ночлежные» норки («холостые» по А. Г. Банникову, 1954). М. А. Мензбир (1893), ссылаясь на наблюдения Е. Е. Сомова, указывает, что после вылета птенцов из гнезд береговые ласточки уже не возвращаются к колониям, а ночуют в тростниках. По нашим наблюдениям, поднявшиеся на крылья птенцы действительно покидают гнездовые норы, но продолжают оставаться в колонии, ночуя, как и взрослые птицы, во вновь вырытых или в старых «ночлежных» норах.

Отлетают ласточки партиями в течение второй половины августа. Таким образом, весь период гнездования в Московской области продолжается с 15—30 мая до 15—30 августа, т. е. всего 3—3,5 месяца, а период, в течение которого в гнездах постоянно находятся птицы (насиживающие взрослые или птенцы), составляет всего около полутора месяцев.

Микроклимат нор береговых ласточек

Из микроклиматических условий наибольшее значение для обитателей нор и гнезд животных имеют температурные условия заселенных ими биотопов. При этом важны не только летние, но и зимние условия, определяющие благополучную зимовку пойкилотермных животных. Учитывая это, мы провели наблюдения за температурой в различные сезоны года в жилых и нежилых норах береговых ласточек. Когда нора не посещается птицами, температура в ней обуславливается лишь абиотическими факторами — глубиной норы по вертикали (от поверхности земли) и по горизонтали (от поверхности обрыва), температурой наружного воздуха, шириной входного отверстия и канала, допускающей ту или иную степень циркуляции воздуха по ходу норы, почвенными условиями и т. п.

По нашим наблюдениям, в январе при температуре наружного воздуха -10° (после предшествующих морозов в $20-25^{\circ}$) в норах III яруса (85 см от поверхности земли) глубиной 100 см температура воздуха достигала $-4,5^{\circ}$, глубиной 50 см -7 , глубиной 40 см -8° . По данным А. Г. Банникова (1954), зимой 1938/39 г. при отсутствии снегового покрова и температуре воздуха -23° температура в норах ласточек первого яруса достигала $-9,1$, второго яруса -4° . Таким образом,

в норах береговых ласточек в зимние месяцы температура, как правило, не падает ниже -10° .

В апреле, когда температура наружного воздуха была $+10-12^{\circ}$, а на солнце доходила до $+20$ и даже $+25^{\circ}$, в норах II яруса (50—60 см от поверхности земли) глубиной 45 см она едва достигала $+6^{\circ}$, глубиной 100 см $+4$ $+5^{\circ}$, в норах III яруса глубиной 80 см она держалась еще на -2° .

В мае при температуре наружного воздуха $+20$ $+22^{\circ}$, температура в норах держалась около $+13$ $+14^{\circ}$, причем суточные колебания температуры достигали всего лишь $1-2^{\circ}$ при изменении температуры наружного воздуха на 5° . Разница между температурой наружного воздуха и норы составляла $7-9^{\circ}$.

По данным А. Г. Банникова (1954), при амплитуде колебаний температуры наружного воздуха в 23° , в норах ласточек колебания составляли всего $5,5^{\circ}$. В противоположность этому, по данным С. Нордберга (Nordberg, 1936), в открыто расположенных гнездах полевого жаворонка после вылета из них птенцов, температура следует за температурой наружного воздуха, отличаясь от нее не более, чем на 1° .

Таким образом, гнезда береговой ласточки, расположенные в норах, в отсутствии хозяев имеют более постоянные температурные условия, чем открыто расположенные гнезда, и, следовательно, условия обитания в них в этот период для мелких членистоногих более благоприятны.

В период насиживания яиц в птичьих гнездах, по данным С. Нордберга (Nordberg, 1936), температура обычно поднимается выше $+30^{\circ}$, так как температура тела насиживающей птицы достигает $+43^{\circ}$. Пока птицы и их птенцы держатся в гнезде, температура гнездовой подстилки сохраняется постоянной и довольно высокой. Если насиживающая птица временно покидает гнездо, температура в нем падает, что можно видеть из графика, представляющего температурные условия в гнездах открыто гнездящихся воробьиных (рис. 23). В гнездах береговых ласточек благодаря тому что они укрыты в норе падение температуры, несомненно, не столь значительно.

Когда вылупятся птенцы и взрослые ласточки перестают ночевать в гнездах, постоянную высокую температуру в норе поддерживают сами птенцы. А. Г. Банников вычислил, что каждый новорожденный птенец ласточки повышает температуру в норе на $0,25^{\circ}$, а по мере роста птенцов цифра эта увеличивается до $2,25^{\circ}$. Таким образом, при наличии в гнезде 4—5 птенцов в первый период жизни они повышают температуру норы всего на $1-2^{\circ}$, а к концу пребывания их в гнезде — на $10-12^{\circ}$. Мы наблюдали в гнездах с птенцами ласточки в конце июня температуры $28-33^{\circ}$, а в июле $38-40^{\circ}$.

Период постоянной высокой температуры в норе длится у береговой ласточки, по данным С. Нордберга, от 36 до 45 дней, а по данным А. Г. Банникова, от 30 до 38 дней. Нам приходилось наблюдать пребывание птиц в гнезде до 45 дней. Таким образом, в течение 1—1,5 месяцев в гнездах создаются температурные условия, значительно ускоряющие все жизненные процессы их пойкилотермных обитателей.

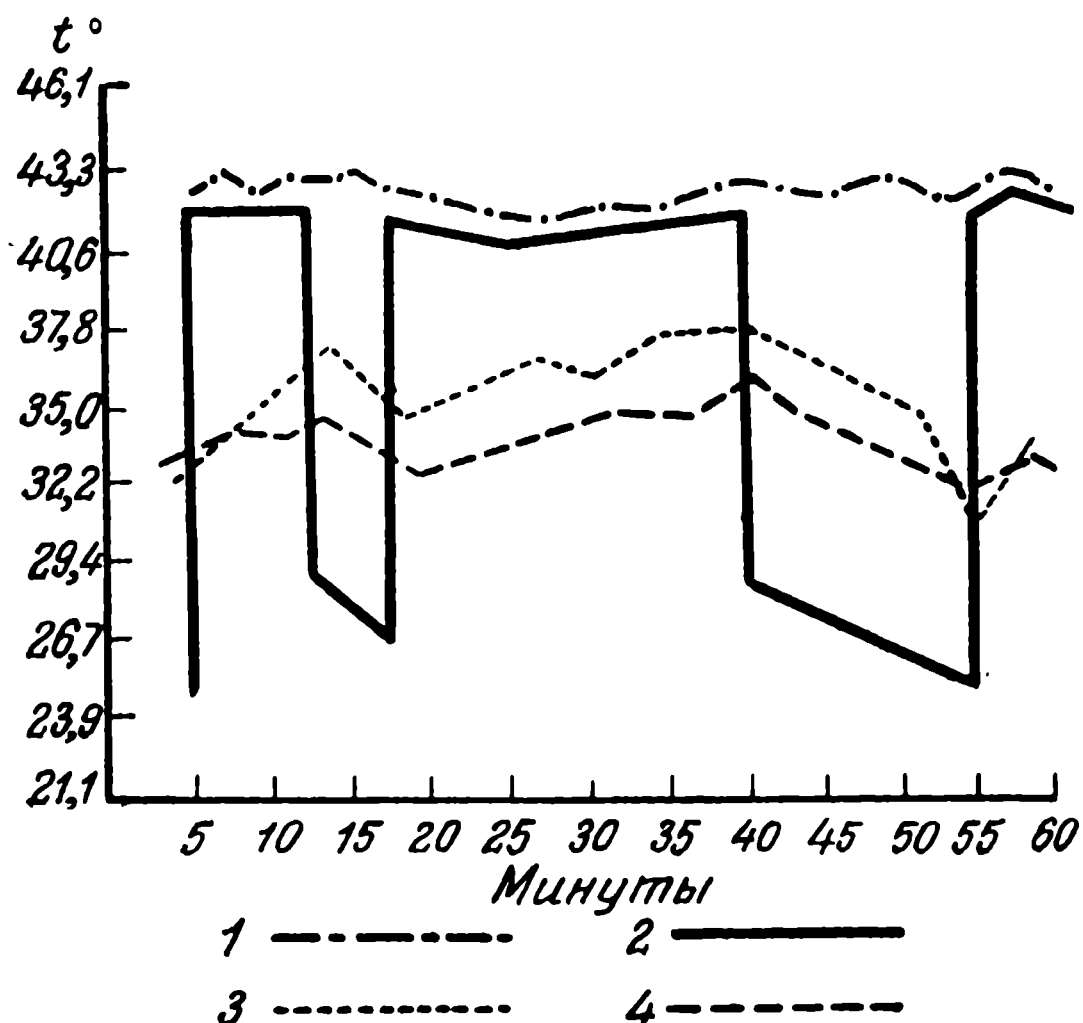


Рис. 23. Температурные условия в гнездах воробьиных в период насиживания яиц (по Baldwin and Kendeigh, 1932):

1 — температура взрослой птицы; 2 — температура над птенцами; 3 — температура птенцов; 4 — температура под птенцами

Большое значение для обитателей нор имеет, помимо температуры, и влажность субстрата. Как показали наши наблюдения, степень влажности почвы из нор ласточки в течение года варьирует. Например, после спада полоёй воды и таяния снега в норах всех ярусов почва настолько влажна, что не рассыпается при сжатии в комок. То же самое наблюдается в норах верхнего яруса после сильных дождей. Обычно же летом и осенью влажность почвы лишь немного превышает влажность почвы поверхности обрыва.

Биология *Ixodes lividus* Koch

Биология *Ixodes lividus* фактически была неизвестна. Все имеющиеся по этому вопросу литературные данные сводятся лишь к отрывочным замечаниям или отдельным наблюдениям. Так, Фуш (Fusch) в 1824 г. обнаружил на птенцах береговой

ласточки сосущих клещей. Г Натталл (Nuttall, 1913) проследил за сроками голодания личинок и самцов этого паразита и за процессом яйцекладки. П. Шульце (Schulze, 1932, 1937) указал на некоторые особенности копуляции у *Ixodes lividus obotriticus* и на афагию самцов, а также наблюдал зимовку самок, самцов и нимф. Эти отрывочные данные не дают представления об образе жизни нашего клеща, тем более, что касаются они только форм, обитающих в Англии, Германии и Швеции.

Жизненный цикл *Ixodes lividus*, по нашему мнению, можно разделить на три периода: 1) весенний период, до прилета ласточек — апрель и первая половина мая; 2) период, совпадающий с гнездованием птиц — вторая половина мая, июнь, июль и август — период наибольшей активности клеща; 3) осенне-зимний период — с конца августа до конца марта — начала апреля — период зимовки клеща. Рассмотрим последовательно каждый из этих периодов.

Состав популяции и поведение клещей весной. Для выяснения состояния популяции клещей перед прилетом ласточек весной 1946 г. было обследовано 23 гнезда, в 1947 г. 17 гнезд — все, что уцелело после половодья на Москве-реке — от Москвы до Коломны, на р. Оке — от Калуги до Перемышля и до ст. Жарки, и на р. Жиздре — в районе г. Перемышля. Результаты весенних обследований представлены на табл. 4.

Т а б л и ц а 4

Результаты весенних обследований колоний ласточек

Годы обсле- дова- ния	Число гнезд										
	всего обсле- довано	из них с клещами		в том числе							
				с личинками				с нимфами		с самками	
				голодными		сытыми					
				абс.	о'о 1	абс.	о'о 1				
		абс.	о'о	абс.	о'о 1	абс.	о'о 1	абс.	о'о 1	абс.	о'о 1
1946	23	10	43,4	10	100	—	—	—	—	—	—
1947	17	12	70,7	12	100	1	8,3	5	41,6	1	8,3
Всего	40	22	55	22	100	1	4,5	5	22,7	1	4,5

¹ В процентах к числу зараженных.

Они показывают, что из 40 обследованных гнезд 22, т. е. 55% оказались заселенными клещами¹. В более глубоких но-

¹ Цифра эта, вероятно, занижена, так как в 1946 г. не была достаточно разработана методика исследования нор, в частности, извлечения гнезда и исследования субстрата из-под него. По данным 1947 г. процент зараженных гнезд равен 70,7%.

рах (70—100 см глубиной) количество клещей достигало нескольких сотен, в то время как в менее глубоких (40—50 см) они встречались только десятками. Это можно связать с более мягким, ровным температурным режимом глубоких нор, по сравнению с мелкими. Очевидно, зимняя смертность клещей в норах с относительно ровным температурным режимом меньше, чем в норах со значительными колебаниями температуры.

В весенний период в гнездах ласточек наблюдается резкое преобладание личинок: из 22 зараженных гнезд лишь 5 (22,7%) содержали нимф и то лишь единичных. Самки встретились только в одном гнезде (4,5%), самцов живых вообще не было найдено.

Весной поведение клещей в сильной степени зависит от температуры. Так, в апреле, когда температура в норах достигала всего лишь -2 — $+6^{\circ}$, личинки были обнаружены почти во всех случаях под гнездом ласточки в неактивном состоянии. В середине и в конце мая, с потеплением от $+7$ до $+15^{\circ}$ личинки выползали из мест зимовки ко входу в нору и активно прицеплялись к любому попавшему в нору предмету. Несмотря на большую активность личинок в норе, они ни разу не были обнаружены вне нор, на фасаде обрыва. Повидимому, выполнение из нор им несвойственно.

Состав популяции и поведение клещей в период гнездования ласточек. Ласточки появляются в Московской области, как было сказано, во второй половине мая. Личинки *Ixodes lividus*, очевидно, активно нападают на влетающих в норы взрослых птиц и присасываются к ним. Дальнейшая судьба присосавшихся к птицам клещей зависит от поведения хозяев. Если ласточки возвращаются в старые гнезда хотя бы в течение нескольких дней, клещи, насосавшись, отпадают на старом месте обитания. В противном случае они отпадают либо в новых норах, в момент их постройки и могут быть выброшены из нор ласточки вместе с нарытым материалом, либо в уже готовом новом гнезде, где в дальнейшем имеют возможность благополучно закончить цикл развития.

В период устройства колонии и во время яйцекладки ласточки отличаются большой пугливостью и после обследований нередко бросают уже построенные гнезда, в связи с чем нам не удалось проследить за состоянием клещей в гнездах в этот период. Пойманные 10 взрослых ласточек паразитов на себе не носили. Для выяснения сроков питания и линьки личинок были проведены соответствующие наблюдения в лаборатории. Кормление личинок первое время производилось на обычных лабораторных животных. Однако большой процент отказов от питания и значительная смертность полученных сытых клещей

заставили нас перенести кормление на естественных хозяев клеща — ласточек, выработав методику содержания последних в лаборатории.

Как показали наблюдения, личинки присасываются большей частью на голове птицы. Особенно часты случаи присасывания вокруг глаз, ушей и при основании клюва (рис. 24).



Рис. 24. Птенцы береговой ласточки с присосавшимися на головах самками и нимфами *Ixodes lividus* (из П. Шульце, 1932b)

Сроки присасывания зависят от вида хозяина. Если личинки не присосались в течение трех часов, обычно они уже не присасывались совсем. Процент насасывающихся личинок и продолжительность их сосания также различны при кормлении на разных животных (табл. 5). На кроликах и курах личинки совсем отказываются пить. Наблюдались единичные случаи присасывания к гребню курицы, однако во всех случаях личинки гибли, не начав заметным образом насасываться. Все неприсосавшиеся особи, оставленные под наклейкой на сутки, погибли. На мышах накормить личинок до полного насыщения нам не удавалось: животные были слабы, не выносили длительного опыта и гибли раньше, чем клещи напивались. Личинки, недососавшиеся на одной мыши и отпавшие добровольно после ее смерти, способны были присасываться и продолжать сосание на другом животном. Чечетки переносили условия опыта легко и, как правило, оставались живыми. Но личинки *Ixodes lividus* присасывались к ним неохотно. Так, при попытке накормить личинок на чечетках без наклейки¹, из двух партий в 112 особей присосалась лишь одна личинка. При кормлении же под наклейкой из 69 личинок, выпущенных на голову чечетки, присосались 28. Присосавшиеся особи оставались на

¹ Птицы и личинки содержались вместе в маленьком мешке в течение 5 часов.

чечетках от 5 до 30 дней. Основная масса сосала в течение 14—16 дней. На ласточках питание личинок шло различно, в зависимости от возраста птиц. На голых и начинающих покрываться пером птенцах личинки отказывались пить: не было ни одного случая присасывания. На взрослых же птицах и оперенных птенцах кормление проходило успешно даже без наклеек. Из 52 личинок выпущенных на оперившихся птенцов, в течение первого же получаса, присосалась 51 особь. Продолжительность сосания составила всего 3—5 дней. Лишь в исключительных случаях сосание продолжалось дольше. Так, 8 личинок, присосавшихся на веках слабой птицы, отпали только после ее смерти (на 12 день).

Т а б л и ц а 5

Кормление личинок *Ixodes lividus* на различных животных

Хозяин	Число личинок		Продолжи- тельность со- тания в днях	Вес одной сытой особи в мг	Отноше- ние к весу голодной	Примечания
	пущен- ных	присосав- шихся				
Мышь	10	2	12	Не взвешива- лись		Кормлены на 2 мышах по- следовательно
Кролик	20	Отказ	—	—	—	—
Курица	10		—	—	—	2 присосались, но погибли
Чечетки под на- клейкой	69	28	5—30	0,25	5,3	Часть погибла под наклейкой
Чечетки (без на- клейки)	112	1	21	Не взвешива- лась		—
Голый птенец ла- сточки	11	Отказ	— 3—5	— 0,27	— 5,7	—
Оперенные птен- цы ласточки	52	43 + 8	12	Слабо насоса- лись, не взве- шивались		Присосались на веках
Взрослые ласточ- ки (в норе)	Найдены сытыми в норе 10 штук		—	0,35	7,5	Недавно отпав- шие подвижные
То же	То же, 19 штук		—	0,3	6,4	Готовятся к линьке, неподвижные

Сравнение результатов взвешивания сытых личинок, отпавших с лабораторных животных и взятых из нор, показало, что личинки, кормившиеся в лаборатории, выпивали крови значительно меньше, чем при сосании в естественных условиях.

На лабораторных ласточках они выпивали несколько больше, чем на чечетках. Если принять средний вес сытых личинок из нор (0,33 мг) за 100%, то вес личинок, пивших на лабораторных ласточках, достигал 81,8% нормального веса, а вес личинок, сосавших на чечетках, всего 75,5%. Увеличение веса сытых личинок по сравнению с голодными (средний вес голодной личинки 0,047 мг) достигало в случае кормления на чечетках 5,3 раза, на лабораторных ласточках 5,7 раза и у личинок, найденных сытыми в природе, 6,4—7,4 раза. Отставание веса личинок, кормленных на лабораторных ласточках, объясняется, очевидно, неполноценностью птиц, выкормленных из неоперенных птенцов в искусственных условиях на необычном корме.

Приведенные данные позволяют считать личинок *Ixodes lividus* стадией, высоко специализированной в отношении выбора хозяев. Лишь на береговых ласточках этот паразит сосет безотказно, до полного насыщения и предельно короткий срок. При этом специализация личинок проявляется даже по отношению к возрасту хозяев: накормить личинок можно только на взрослых ласточках или на оперенных птенцах. Такого рода специализация увязывается с календарными сроками развития паразита и его хозяина: в естественных условиях в норы ласточек, заселенные голодными личинками клеща, могут попадать только взрослые птицы. К моменту появления птенцов все личинки, если они имеются в норе, успевают не только насытиться и отпасть с хозяина, но и превратиться в нимф.

Имея такую узкую специализацию в отношении хозяина, личинки, повидимому, не могут существовать вне его нор. В связи с этим у них должны были выработаться определенные приспособления, ограждающие их от отпадения в неблагоприятных условиях. При детальном рассмотрении различных факторов, влияющих на летающих с паразитами птиц, мы пришли к выводу, что ни высокая влажность воздуха, ни смена подвижного воздуха на неподвижный при посадке не должны вызывать отпадения личинок, поскольку такие условия нередко создаются вне норы.

Единственным фактором, вызывающим своевременное отпадение личинок в норе, мы считаем смену дневного освещения на сумеречное или даже на темноту. Это тем более казалось нам вероятным, поскольку ласточки весь период с захода солнца и до его восхода, как правило, проводят в норе при сумеречном освещении и отпадение клещей вне норы невозможно. Проведенные лабораторные наблюдения подтвердили наше предположение: большая часть сытых личинок, сосавших без наклейки, отпадала ночью. Дневное отпадение приходилось наблюдать лишь в тех случаях, когда птицы с клещами содержались в темноте, или когда клещи сосали

под плотной наклейкой. Таким образом, решающим фактором, определяющим отпадение сытых клещей в норе, является смена дневного освещения на сумерки или на почти полное отсутствие света в норе.

Мы установили, что перезимовавшие личинки *Ixodes lividus* насыщаются на прилетевших весной взрослых ласточках и отпадают в норах, линяя вне хозяина. Сроки развития сытых личинок в нимф, как показали лабораторные наблюдения, в сильной степени зависят от условий питания клещей. Наиболее важную роль при этом играет пригодность для питания паразитов предлагаемых им хозяев (табл. 6). Личинки, питавшиеся на чечетках, превращаются в нимф только через 20—48 дней; при питании на ласточках сроки развития их уменьшаются до 10—18 дней. Различие в сроках развития паразитов быть может обусловливается специфическими особенностями крови обычного и необычного хозяев, степенью насыщения личинок, всегда более низкой при кормлении на необычном хозяине, и температурой, при которой клещи содержатся. Влияние температуры особенно рельефно проявляется у личинок, накормленных на нормальном хозяине — ласточке (табл. 6). Так, если при температуре 15—17° развитие продолжается 16—18 дней, то при 23—24° срок развития сокращается до 15 дней, при 26° до 11—12 дней и при 27—28° до 10 дней.

Т а б л и ц а 6

Продолжительность развития личинок в нимф

Хозяин	Температура в градусах	Дата отпадения с хозяина	Даты линьки	Продолжи- тельность развития в днях	Чи ло особей	Примечания
Чечетка	18	24 II	28—30.III	34—36	2	
»	18	27.II	22—23.III	25—26	1	
»	17—18	25.II	28—30.III	33—35	1	
»	20	7.III	1—2.IV	24—25	1	
»	20	23.XII	13.I	20	1	
»	20	13.III	8—16.IV	25—33	2	
»	20	14.III	7.IV	23	1	
»	20	15.III	6.V	21	1	
»	20	19.III	10—14.IV	21	1	
»	23—24	15.IV	3.VI	48	1	
Ласточка	23—24	14.V	29.V	15	2	Найдены сытыми в гнезде
»	27—28	14.VI	24.VI	10	10	То же
»	26	10.VIII	21—22.VIII	11—12		
»	15—17	22.V	8—10.VI	16—18	40	Найдены сытыми в гнезде

По нашим наблюдениям, в норах ласточек до начала насиживания яиц температура редко превышает 14—16°. Следовательно, и развитие личинок в первый период после отпадения с хозяина несколько замедленно. Однако с началом насиживания благодаря повышению температуры гнездовой подстилки оно ускоряется. Дней через 18—20 после поселения ласточек в данной колонии мы вправе ожидать появления в ее гнездах первых голодных нимф (3—5 дней сосания, 15—17 дней до линьки¹).

Календарные сроки появления нимф в новых колониях из-за разновременности заноса личинок в их норы, сильно варьируют. В большинстве случаев к моменту появления нимф в гнезде в яйцах ласточек уже можно найти вполне сформированных, а в части гнезд — даже вылупившихся птенцов.

Т а б л и ц а 7

Опыты кормления нимф на различных животных

Хозяин	Количество нимф		Продолжительность сосания в днях	Вес в мг
	пущенных	присосавшихся		
Кролик	54	20	4—17	Не допитались
Чечетка	5 голодных	{ 4	5—6	1,2
»	3 полусытых (с кролика)	{ 1	12	
		3	5	1,3
Ласточка птенец	6	6	4	2,4
Ласточка взрослая	8	1	4	2,2

Для выяснения сроков сосания нимф и степени их монофагии, мы провели наблюдения за питанием этой стадии клеща на тех же животных, которые ранее предлагались личинкам (табл. 7). Оказалось, что большой процент нимф *Ixodes lividus* присасывается к кроликам. Сосут в этом случае 4—17 дней (в большинстве случаев — около 7 дней), но полного насыщения не достигают. Были случаи, когда отпавшие с кролика нимфы присасывались добавочно к чечетке и заканчивали на ней свое питание. К чечеткам нимфы *Ixodes lividus* присасывались безотказно и сосали всего около 5 дней, однако предельного насыщения также далеко не достигали. К голым птенцам ласточки нимфы присасывались очень охотно; сосали всего 4 дня, достигая полного насыщения. Вес их в этом случае (2,4 мг) в два раза превышал вес сытых нимф, накормленных на че-

¹ В колонии, постройка которой была закончена в последних числах мая 1947 г., первые голодные нимфы были обнаружены в последней трети июня.

четке (1,2 мг). К взрослым ласточкам из 8 выпущенных нимф присосалась только одна. Срок сосания и вес насосавшейся особи мало отличались от соответствующих данных для особей с птенцов ласточек, но приходится признать, что на взрослых птицах нимфы пьют неохотно, это и понятно, поскольку в период развития нимф в гнездах основными хозяевами паразитов являются птенцы¹. Это, очевидно, и привело к выработке более тесной алиментарной связи данных стадий развития паразита и хозяина.

Лишь однажды весной после прилета ласточек нами были найдены четыре сытые нимфы, которые могли насосаться только на взрослых птицах. Нимфы имели уже нарушенный цикл развития — они остались с осени голодными и вынуждены были зимовать, что при нормальном ходе развития клеща не должно быть. В физиологическом отношении они несомненно отличались от обычных летних особей и их поведение нельзя считать нормальным. С другой стороны, связь нимф со взрослыми птицами может быть не полностью утеряна, так как возможность присосаться к ласточке, залетевшей в гнездо с пищей для птенцов, не исключается, но осуществляется, повидимому, довольно редко.

При осмотре птенцов из гнезд на птицах дважды были обнаружены сосущие нимфы (3 и 7 июля 1947 г.). Они присосались около ушей и клюва, а также под крыльями. В одном гнезде были одновременно обнаружены нимфы, кончавшие сосание и уже линявшие, а также начинавшие сосание самки. Очевидно, в этом случае произошло разновременное попадание клещей в гнездо, так как колония была построена в сезон наблюдений и клещи в ее норах могли быть только заносными.

В период, когда птенцы находятся в гнездах, температура в норах, как это уже указывалось ранее, достигает 30° и более. При такой температуре превращение нимф в имаго должно совершаться очень быстро. Лабораторные наблюдения над сытыми нимфами показали, что при температуре 26—28° накормленные на кроликах нимфы линяют через 12—16 дней, а накормленные на ласточках — через 10—11 дней. При температуре 32—34° срок развития последних сокращается до 9 дней.

Таким образом, нимфы *Ixodes lividus* менее специализированы в отношении хозяев, чем личинки. Монофагия у них не так резко выражена, хотя полного насыщения на необычных хозяевах они не достигают. Сроки перехода в стадию имаго у особей, накормленных на разных хозяевах, мало различаются между собой.

¹ Взрослые птицы после вылупления птенцов ночуют и отдыхают в ночлежных норах, а не в гнездах.

Стадия нимфы, как правило, эфемерна, длительность ее едва ли значительно превышает 15 дней. Лишь при нарушении нормального хода развития, нимфы могут переносить голод в течение лета и оставаться в голодном состоянии на зимовку, нападая весной вместе с личинками на ласточек, прилетающих в места гнездовий.

Через 12—15 дней после отпадения нимф с хозяев появляются молодые имаго. Пьющие самки встречались нам с 7 по 18 июля. Присасывались они одинаково охотно к птенцам всех возрастов, а также и к взрослым ласточкам. Это обстоятельство согласуется с тем фактом, что появление взрослых клещей совпадает с наличием в гнезде птенцов всех степеней оперенности. Сливявшие самки или успевают насосаться на гнездовых птенцах, или нападают на вполне оперившихся ласточек. Как и нимфы, они могут нападать и на взрослых птиц, влетающих в гнезда с кормом. В итоге, специализация к возрасту хозяев у самок *Ixodes lividus* не выражена.

Лабораторные наблюдения над питанием самок (табл. 8) показали, что на кроликах, чечетках и курах они могут сосать, но полностью не насыщаются. Продолжительность сосания в таких случаях достигает 8—12 дней, а вес сытых самок колеблется от 13,3 до 67 мг. При кормлении на птенцах ласточек самки насасывались в течение 5—6 дней и достигали веса 88—96,5 мг. Таким образом, если вес сытых самок по сравнению с голодными в случае кормления на необычных животных увеличивался максимально в 44,5 раза, а как правило, и значительно меньше, то при кормлении на ласточках вес клеща увеличивался более чем в 60 раз. По всей вероятности для самок *Ixodes lividus* питание на всех животных, кроме береговых ласточек, не является нормальным и в естественных условиях не осуществляется¹. Иными словами, монофагия, хотя и не абсолютная, имеет место и у самок *Ixodes lividus*.

Вопрос о питании самцов *Ixodes lividus*, как и для большинства других видов клещей из той же группы *autumnalis*, решается в настоящее время отрицательно (Nuttall а. о., 1911, Schulze, 1932, 1937, 1941). Нам также не удалось заставить их сосать кровь: во всех случаях самцы отказывались присасываться и погибали под наклейкой в течение первых же суток.

Продолжительность жизни самцов *Ixodes lividus*, по данным Г. Натталла (Nuttall, 1913), колеблется от 6 до 123 дней. Нам удалось наблюдать выживание одного самца даже до 154 дней, т. е. более 5 месяцев. Однако такая продолжительность жизни возможна только при оптимальных условиях тем-

¹ Попытки заставить самок сосать кровь человека окончились неудачей. Не наблюдалось нападения на людей и во время обследования гнезд.

пературы и влажности. При недостатке влаги и при повышении температуры выше 35° самцы быстро гибнут. Благодаря тому, что все стадии развития *Ixodes lividus* живут в одном убежище, в близком контакте друг с другом, самцам не приходится ни разыскивать самок, ни ожидать их долгое время; поэтому краткий срок жизни и слабая способность самцов к перенесению неблагоприятных условий не угрожают существованию вида.

Т а б л и ц а 8

Опыты кормления самок *Ixodes lividus* на различных животных

Хозяин	Количество самок		Продолжи- тельность со- дания в днях	Вес сытых в мг	Число отложен- ных яиц	Начало яйцекладки после дня отпадения
	пушен- ных	присосав- шихся				
Кролик .	4	2	{ 9 12	Не взве- шивались	— 100	Не отложили Через 37 дней
Чечетка	5	4	{ 9	67	450	Через 30 дней
				33,1	—	Не отложила
				23,1	100	Через 32 дня
Петух	17	3	{ 10	16	—	Не отложила
				45,5	200	Через 16 дней
		4	{ Более 10	39,5	150	Через 20 дней
				27	—	Не отложила
Курица .	8	5	{ 8—9	Не взве- шивались	—	Сняты недопитав- шимися
				35,8	Не счи- тались	Через 22 дня
				34,7	—	Погибла
				18,1	Не счи- тались	Через 18—20 дней
				13,3	—	Через 22 дня
Ласточка (го- лый птенец)	1	1	6	13,3	—	Без самца не от- ложила
Ласточка (опе- ренный пте- нец)	2	2	5	88,3	700	Через 6 дней
	1	1	5	Не взве- шивались	850	» 6 »
					805	» 6 »
	1	1	5	96,5	980	Через 7 дней

В условиях свежестроенной колонии копулирующие самки и самцы были нами обнаружены впервые в конце июля, а яйцекладущие самки — в начале августа.

Копуляция у *Ixodes lividus*, по данным П. Шульце (Schulze, 1937), происходит только с сытыми самками. Однако нам удалось обнаружить сперматофор у погибшей голодной самки. Кроме того, одна самка, накормленная на чечетке, отложила яйца, будучи помещена в сытом состоянии без самца. Из

отложенных ею яиц развились нормальные личинки. Так как до кормления эта самка находилась в одной пробирке с самцами и копуляция могла произойти еще до питания, партеногенез здесь едва ли можно подозревать. Очевидно, копулировать у *I. lividus*, вопреки утверждению П. Шульце, могут и голодные самки. Продолжительность копуляции варьирует от 1 часа до 3 суток. Один самец может оплодотворить несколько самок. Так, 4 самки, после копуляции с одним и тем же самцом, отложили яйца, из которых вылупились нормальные личинки, причем все яйца оказались оплодотворенными. Явление это имеет большое значение, так как даже один попавший в гнездо самец может обеспечить откладку оплодотворенных яиц несколькими имеющимися там самками.

Лабораторные наблюдения показали, что при нормальном питании самки начинают откладку яиц через 6—8 дней после отпадения с хозяина; по данным Г. Натталла (Nuttall, 1913), яйцекладка наступает даже через 3—6 дней. При питании на лабораторных млекопитающих и чечетках она задерживается до 17—37 дней.

Число откладываемых яиц у *Ixodes lividus*, как обычно у иксодовых клещей, зависит от количества принятой самкой крови. По данным Г. Натталла (Nuttall, 1913), число яиц в кладке колеблется от 450 до 830. В наших опытах, при наибольшем количестве поглощенной пищи (вес сытой самки составлял 96,5 мг), число яиц достигло 986. В большинстве же кладок их насчитывалось 700—800. Очень слабо насосавшиеся самки откладывали значительно меньше яиц — около 100. Процесс яйцекладки при комнатной температуре длится от 12 до 46 дней. Вскоре после откладки последних яиц самка погибает; лишь в одном случае наблюдалось выживание ее еще в течение 30 дней.

Продолжительность эмбрионального развития *Ixodes lividus* зависит от температурных условий, в которых находятся яйца (рис. 25). При слишком низких (8, 10°) и при слишком высоких (36°) температурах развитие не происходит: в первом случае яйца остаются свежими, но личинки из них не вылупляются¹, во втором — яйца гибнут. В пределах 12—22°

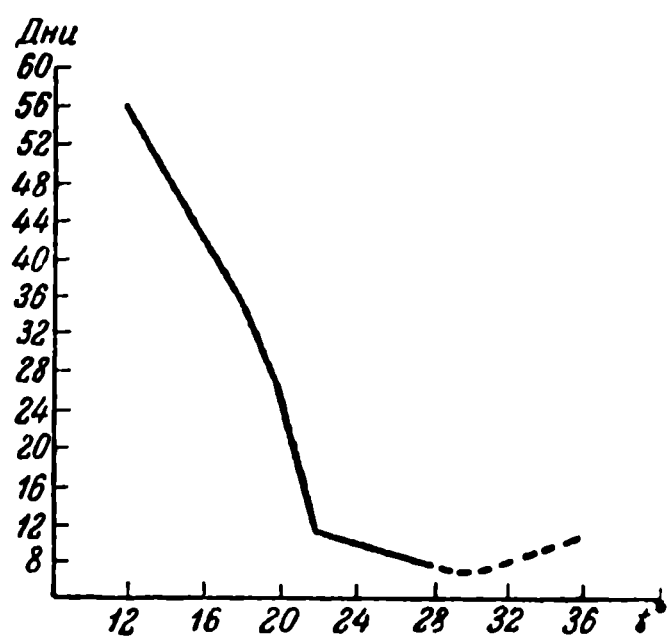


Рис. 25. Зависимость продолжительности эмбрионального развития *Ixodes lividus* от температуры

Продолжительность эмбрионального развития *Ixodes lividus* зависит от температурных условий, в которых находятся яйца (рис. 25). При слишком низких (8, 10°) и при слишком высоких (36°) температурах развитие не происходит: в первом случае яйца остаются свежими, но личинки из них не вылупляются¹, во втором — яйца гибнут. В пределах 12—22°

¹ Наблюдения проводились свыше 3 месяцев.

продолжительность развития яиц находится почти в прямой зависимости от изменения температуры, в пределах 22—28° она уменьшается незначительно, а при температуре выше 30° наблюдается повышение гибели яиц. Подобный характер зависимости продолжительности развития от температуры представляет собой общую закономерность для мезотермофильных членистоногих.

В гнездах ласточки яйца *Ixodes lividus* могут быть отложены еще до вылета птенцов. В этом случае они находятся при резко повышенной температуре (около 30°) и развитие их протекает очень быстро. Вылупившиеся личинки могут застать в гнезде птенцов и накормиться на них; однако на практике это наблюдается крайне редко¹. Как правило, к моменту откладки самкой яиц птенцы уже покидают гнездо, температура в норе падает до 15—12° и развитие яиц замедляется. Личинки появляются только через месяц-полтора после начала яйцекладки. Обычно к концу сентября выплод личинок во всех норах заканчивается и жизненный цикл клеща на этом завершается. Все развитие от голодной личинки, нападающей на прилетевших весной ласточек, до появления личинок нового поколения занимает всего 4—4,5 месяца.

Влияние клещей на птиц. Большой интерес представляет вопрос, в какой степени береговые ласточки страдают от паразитирования на них *Ixodes lividus*. Найденные нами в гнездах птенцы с единичными присосавшимися к ним нимфами и имаго клещей не показывали заметных признаков угнетения. В старых норах, существующих более одного сезона, личинок клещей может быть несколько сотен и тысяч. Как страдали бы ласточки в случае нападения такой массы клещей, судить трудно, ибо, как правило, старые колонии не заселяются ласточками. В экспериментальных же условиях кормление 30 личинок на воспитанном в лаборатории оперенном птенце привело последнего к смерти.

На неоперенных птенцах *Ixodes lividus* присасываются к крыльям и в местах под крыльями; при питании на более крупных, оперенных птенцах и на взрослых птицах для присасывания избирается голова, в особенности область около клюва и глаз (рис. 24). В случае присасывания клещей на веках или вблизи них, глаза птиц начинают слезиться, появляется слезотечение.

При кормлении клещей на курах, выяснилось, что птицы сильно страдают, очевидно, от зуда, так как беспрестанно пы-

¹ В течение трехлетних осенних наблюдений лишь в трех безгнездных норах были обнаружены личинки *Ixodes lividus*, напитавшиеся осенью и занесенные сюда вылетевшими из гнезда птенцами.

таются снять с себя наклейку, пока под ней находятся клещи. При наличии наклейки без клещей, куры относятся к ней безразлично. В местах присасывания паразитов на гребне остаются большие шишкообразные опухоли, рассасывающиеся довольно медленно; открытых ран не образуется.

Совершенно иная картина получается при кормлении клещей на ласточках. Птенцы не пытаются счесывать паразитов с себя, в то время как пухоеды сильно их беспокоят. Следы, остающиеся на коже ласточек после отпадения клещей, ничтожны. Например, о сосании самки можно судить только по корочке запекшейся крови, которую клещ обильно выделяет при сосании. Таким образом, *Ixodes lividus* хорошо приспособился к паразитированию на своем настоящем хозяине — ласточке, и присутствие его в небольшом числе особенно не беспокоит птиц. Подобные отношения характеризуют высокую степень специализации и указывают на длительную связь паразита с хозяином.

Расселение клещей. Тот факт, что ласточки, как правило, не заселяют старых гнезд, а роют новые норы, ставит перед нами вопрос о путях расселения клещей и заражения ими новых птичьих колоний. Для выяснения этого вопроса мы провели наблюдения в трех колониях в год их постройки: колония на р. Оке, около дер. Вакино, Рязанской области; колония напротив с. Коломенское (рис. 22); колония напротив дома бакенщика (рис. 18—19).

Обследование колоний в момент постройки показало полное отсутствие в норах клещей. Осенью же в колонии около Вакино из 110 обследованных гнезд (30% всех нор) в 2 были обнаружены два самца и свежие яйца клеща. Возможно, что клещи были занесены в новую колонию из старой, расположенной неподалеку и густо зараженной личинками весной этого сезона. Нам удалось наблюдать регулярный залет ласточек в норы старой колонии в период постройки новых гнезд. В двух других колониях, расположенных вдали от старых (не менее 5—8 км), осенью также были обнаружены клещи. Особенно интересна в этом отношении колония, изображенная на рис. 18. На рис. 26 представлены результаты обследования этой колонии, проведенного 29 августа — 1 сентября 1947 г. Из 110 обследованных гнезд 28, т. е. 25,4% оказались зараженными. Зараженные гнезда располагались в колонии то разбросанно, то группами. Таким образом, несмотря на удаленность колонии от старых зараженных гнезд, осенняя пораженность клещами в ней в первый же год существования оказалась довольно большой.

Для решения вопроса о способах расселения клещей и о возможности активного перехода их из гнезда в гнездо, мы

поместили в четыре ночлежные норки ласточек, свободные от клещей, по 20 экземпляров голодных личинок *Ixodes lividus*. При осеннем обследовании в зараженных нами норах клещей не оказалось; в норах, расположенных рядом с ними, паразитов также не было. С другой стороны, в удаленной части колонии (гнезда 59—73 на рис. 26) клещи были обнаружены почти в каждом гнезде. По всей вероятности это можно объяснить тем, что птицы, залетавшие в зараженные норы для ночевки, перенесли клещей в гнезда.

Таким образом, основной способ распространения клещей — разнос их ласточками из нор старых колоний. Активного же переползания клещей из норы в нору внутри колонии, по видимому, не бывает.

В связи с вопросом о судьбе популяции в незаселенных норах, встает вопрос о возможности использования этих нор какими-либо иными, кроме ласточек, позвоночными и о возможности для клещей поддержать свое существование за их счет. Учитывая расположение большинства колоний на крутых, почти недоступных для животных обрывах, приходится признать, что, как правило, эти норы никем, кроме ласточек, не посещаются. Лишь дважды в норах различных колоний нам встретились остатки трапезы и экскременты грызунов. Одна из этих нор имела добавочный, вертикально вырытый ход с поверхности земли. При обследовании остатков гнезд из этой норы в середине лета, кроме нескольких голодных личинок, в нем никаких других стадий *I. lividus* обнаружено не было; очевидно, клещи на грызуне не кормились. Каких-либо иных паразитов, которые могли принадлежать грызунам, в этом гнезде также не было найдено. Второе гнездо, носившее следы посещения грызуна, находилось очень близко от поверхности земли, на небольшом обрыве песчаного карьера, и было легко доступно для любого животного. Никаких паразитов там не было. А. Г. Банников (1954) сообщает, что им дважды в норах ласточек зимой были обнаружены спящие *Bufo bufo*. На этом основании автор делает вывод, что норы ласточек могут служить убежищем для зимовки некоторых животных.

Для проверки возможности питания *Ixodes lividus* на случайных посетителях норы мы помещали в гнезде с большим числом клещей двух чижей и двух белых мышей на 3—4 часа. Затем птицы и мыши были осмотрены и помещены на три недели в клетки, изолированные водой. Оказалось, что к животным ни один клещ не присосался. Очевидно, в норах, брошенных ласточками, популяция паразита обречена на гибель.

Состав популяции и поведение клещей в осенне-зимний период. После отлета ласточек в их норах остаются либо яйца, из которых вскоре вылупляются личинки, либо личинки нового

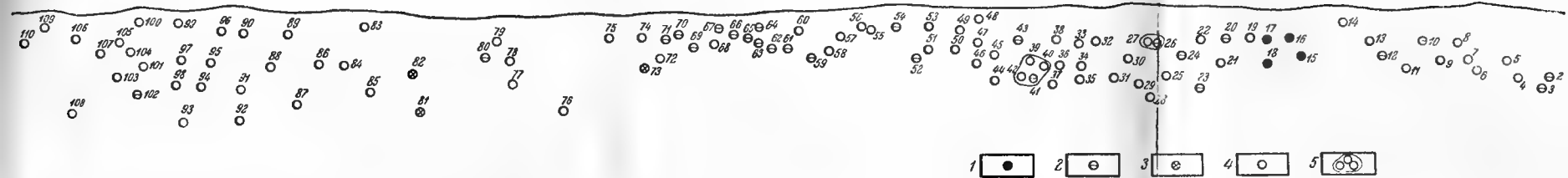


Рис. 26. Схема расположения зараженных клещами гнездо-нор в колонии береговой ласточки в конце первого сезона:

1 — личинки пушены весной; 2 — личинки или взрослые клещи, найденные осенью; 3 — сытые личинки нового поколения, найденные осенью; 4 — норы, свободные от клещей; 5 — норы, имеющие общее входное углубление

поколения. Так, при обследовании колоний в 1946—1947 гг. оказалось, что 92,6% всех зараженных клещами гнезд после отлета ласточек населены сытыми имаго, яйцами или личинками нового поколения и лишь в 12,5% гнезд обитали единичные голодные самки и самцы (табл. 9). Нимфы встречаются еще реже (в 5,3% гнезд) и только по 1—2 экземпляра на гнездо. Совершенно очевидно, что и голодные самки и нимфы лишь случайно отстали от основной популяции.

Т а б л и ц а 9

Результаты осенних обследований колоний береговых ласточек

Колонии	Число осмотренных гнезд	Из них с клещами		В том числе									
				с личинками (яйцами)				с нимфами		с самками и самцами			
		абс.	в % к осмотренным	голодными		сытыми		голодными		сытыми		голодными	
				абс.	% ¹	абс.	% ¹	абс.	% ¹	абс.	% ¹	абс.	% ¹
Старая (много-летняя)	32	20	62,5	20	100	—	—	3	15	6	30	—	—
Новая . .	138	29	21	23	79,3	3	10,3	—	—	1	3,4	2	6,8
Суммарные данные для всех обследованных колоний	202	56	27,7	43	82	3	5,3	3	5,3	7	12,5	3	5,3

¹ В процентах к зараженным.

Как показали обследования, почти все личинки *Ixodes llot-dus* прячутся осенью в подстилке, лежащей непосредственно под гнездами, и всегда располагаются там тесной группой. Таким образом, на зимовку они уходят, сохраняя инстинкт «стадности» (Schulze, 1919) и придерживаясь мест выплода. Этого нельзя сказать о других стадиях развития, случайно оставшихся в гнездах на зиму: осенью голодных нимф и имаго нам приходилось находить рассеянными по всему ходу норы. В лаборатории личинки после вылупления в осенний период даже при благоприятных условиях температуры и влажности были мало активны, предпочитая сидеть тесной группой между слоями фильтровальной бумаги. Попытки накормить таких личинок на лабораторных животных обычно оказывались неудачными: присасывание к чечеткам даже под наклейкой наблюдалось редко. Единичные насосавшиеся особи развивались медленно, часто гибли, не слияв в нимф. В полевых условиях осенью сытые личинки нового поколения также встречаются крайне редко. Так, 1 сентября 1947 г. в 3 ночлежных норах свежестроенной колонии нами было обнаружено около

20 сытых личинок нового выплода. При содержании их в лаборатории при 20—23° и относительно высокой влажности за полтора месяца из них вывелась только одна нимфа. 15 личинок погибли, остальные 4 продолжали ползать, не линяя. Две личинки и полученная нимфа содержались в течение 10 дней при температуре от —2 до —22°. После оттаивания они двигали ногами и хелицерами, но ползать не могли и дней через 20 погибли. Сытые личинки, оставленные при комнатной температуре, также со временем погибли, не слияв.

Таким образом, процессы развития у личинок осенью заторможены; очевидно, личинки находятся в состоянии диапаузы. Как показывают наблюдения, оно не исключает полностью осеннего питания. Однако развития диапаузирующих личинок в нимф, пока не будет снято состояние диапаузы, произойти, как правило, не может. Лишь весной с потеплением, с повышением активности клещей, часть сытых личинок может слиять в нимф. Так, весной 1946 г. в одном гнезде нами было обнаружено несколько сытых личинок еще до прилета ласточек (при температуре воздуха в норе +7°). Личинки эти после отогревания оказались подвижными. В дальнейшем часть из них погибла в лаборатории, часть же благополучно закончила развитие. Поскольку смертность среди сытых личинок осеннего питания очень велика, можно утверждать, что осеннее питание необычно для данного паразита.

Состояние диапаузы, в котором находятся осенью личинки, является, очевидно, приспособлением к перенесению длительного периода (приблизительно с 15 августа по 15 октября) довольно благоприятных температурных условий при полном отсутствии источников питания. С этой точки зрения интересна способность паразита к голоданию. По данным Г. Натталла (Nuttall, 1913), личинки *I. lividus* выдерживают без пищи в лабораторных условиях от 148 до 348 дней. В природе у особей, перенесших зимовку, срок этот, повидимому, несколько удлиняется, так как запасы пищи в организме клещей при низких зимних температурах расходуются значительно медленнее. Повторные обследования колонии, оставшейся незаселенной в 1946 г., показали, что даже в феврале 1947 г. в ее норах имелось довольно много живых личинок. Прожили они, таким образом, уже 17 месяцев, т. е. свыше 500 дней. В 1947 г. эта колония была смыта половодьем и мы не могли проследить за судьбой личинок в следующий, третий сезон. Все же мы думаем, что в конце третьего сезона пустующие гнезда ласточек могли содержать только единичных особей паразита.

Кроме длительного голодания (нормально — около 9 месяцев), личинки *Ixodes lividus* в период зимовки подвергаются

Возрастные изменения ряда морфологических признаков *Ixodes lividus*

Стадия развития	Форма основания хоботка		Гипостом		Хелицера	Пальцы, длина в мм	Щиток		Коксы, вооружение	Орган Галлера				Perspicillum, форма	Щелевидные органы, положение и форма	Амбулаторные индексы				Анус, размеры и количество хет	Хетотаксия
	со спинной стороны	с брюшной стороны	длина в мм	вооружение мм	вооружение внешнего отростка		форма	окраска и размеры		ванна	камера	передний пучок	задний пучок			пары ног					
																I	II	III	IV		
Личинки	Неправильная шестиугольная; корнуа малы	Вытянутая продольно, углы закруглены; аурикулы отсутствуют	0,082	1 × 3/е 3 × 2/ме- 1 × 1/на всего 5 рядс	4 зубца; все направлены наружу	0,11	Неправильно овальная, цервикальные бороздки ясные; пунктировка отсутствует	Светлая коричневатожелтая; 0,275 × 0,275	Ясных шипов нет; хет на I—3 на II и III — 2	шипов	4 (2 пары)	4	4	Имеются: одна непарная пластинка и пара боковых пластинок	На лапках I и голених всех пар ног; края щели не заходят один за другой	100	117	95		0,047 × 0,044; 1 пара хет	Ортотрихичная
Нимфы	Как у личинок; корнуа варьируют в размерах, обычно малы	Почти квадратная; аурикулы очень маленькие	0,1— —0,14	1 × 4/44 2 × 3/ 3 × 2/ всего 6 рядс	5 зубцов; 2 направлены вперед, 3 наружу	0,18 — —0,2	Как у личинок; пунктировка крупная, редкая	Более темная, желтокоричневая; 0,42—0,46 × 0,44	Как у личинок; хет на I—5, на II и III — 4, на IV—3	6	5	5	5	Как у личинок, но боковые пластинки слабее выражены	Появляется на переднелапках всех пар ног; на лапке I—боковое расширение щели	100	97,7	81,4	59,2	0,09 × 0,07; 3 пары хет	Димеризация и увеличение числа компонентов
Самки	Как у личинок; корнуа варьируют	Неправильно овальная; аурикулы как у нимф	0,22— —0,24	1 × 4/1 1 × 3/ 5 × 5/ 1 × 1/ всего 8 рядс	6 зубцов; 2—вперед, 3—наружу	0,38	Все как у нимф	Еще более темная желтокоричневая; 1,04 × 0,88	Как у личинок; число хет варьирует	6	5 (+ 2 типа)	5	5	Боковые пластинки незаметны	Появляются на бедрах; на лапке I расширения щели нет	100	105	100	88	0,2 × 0,14; 4—5 пар хет	Полимеризация
Самцы	Почти прямоугольная; корнуа нет	Квадратная, с выемкой по заднему краю и со срезанными передними углами; аурикулы слабо развиты	0,14— —0,16	7—8 88 ломаны линии	5 зубцов; 3—4 вперед, 2—наружу	0,19	Удлиненно-яйцевидная; цервикальные бороздки и пунктировка как у нимф	Коричневая; 2,2 × 1,3 — 1,6	Как у всех стадий: число хет варьирует	6	5	5	5—4	Как у самок	На бедрах нет; щель закрытая	100	142	158	Не измерен	0,14 × 0,1; 4—6 пар хет	Полимеризация

воздействию также ряда неблагоприятных физических факторов: влиянию низких зимних температур, заливанию нор полыми водами. Лабораторные наблюдения показали, что содержание личинок при температуре -6° в течение 8—10 дней вызывает среди них смертность, едва достигающую 10%. При двухдневной экспозиции температуры -18 — -22° из 300 личинок живыми остались 6, т. е. 2%. В разделе о температурном режиме нор береговых ласточек, указано, что температура ниже 0° удерживается в них в течение более чем пяти месяцев (с ноября по первую половину апреля). В наиболее холодные периоды в неглубоких норах она падает до -8° и даже до $-9,1^{\circ}$. Несомненно, что в подобных условиях, смертность личинок должна достигать высоких цифр. По всей вероятности, она доходит до 80—90%. Самки оказались еще менее стойкими к воздействию низких температур: промораживание в течение 8—10 дней при температуре -6° приводило к стопроцентной их гибели. В соответствии с этим, весной ни разу не удавалось обнаружить в норах живых голодных самок, хотя при осенних обследованиях они, как сказано, встречались. Нимфы, случайно оставшиеся в норах на зиму, очевидно, лучше переносят влияние низких температур, так как встречаются весной сравнительно часто. На то же указывают и лабораторные наблюдения: при температуре -6° нимфы выдерживали 20 суток без заметных последствий.

Не менее важна способность клещей переносить длительное затопление водой. Мы провели ориентировочные наблюдения за 2 нимфами и 12 личинками. При температуре воды 10 — 12° одна нимфа погибла через 2 суток затопления, вторая — через 8. Две личинки погибли через 8 суток, 5 — через 10 и 5 через 12 суток. Таким образом, некоторая часть личинок и нимф может выдержать весеннее заливание нор водой. Осталось, к сожалению, не выясненным дальнейшее поведение клещей, перенесших затопление.

Смертность и ход численности популяции. Рассмотренные выше данные о жизненном цикле *Ixodes lividus* и о влиянии внешних факторов на выживаемость различных его стадий со всей очевидностью указывают на своеобразие хода численности популяции данного паразита. Бросается в глаза резкое различие в длительности жизни отдельных стадий развития клеща и связанное с ним неравномерное воздействие на эти стадии факторов как физического, так и биотического характера.

Так, личинки, вылупляясь из яиц в начале сентября, в массе линяют в нимф не ранее первых чисел июня следующего года, т. е. их жизнь продолжается нормально около 9 месяцев. Наряду с этим самцы живут, как известно, менее

2 месяцев, самки же — не свыше 1,5 месяцев. Но самой кратковременной стадией оказались нимфы: длительность их существования не превышает 20 дней, обычно же короче (2—3 дня на отвердение хитина после линьки, 4—5 дней на сосание, 10 дней — на подготовку к линьке в имаго). В результате, почти вся предимагинальная смертность приходится на личиночную стадию. Действительно, наиболее тяжелый период — зимовку — клещ проводит в состоянии голодной личинки. Вслед за действием низких зимних температур норы часто подвергаются заливанию полыми водами. В результате еще до прилета ласточек гибнет более 90% популяции.

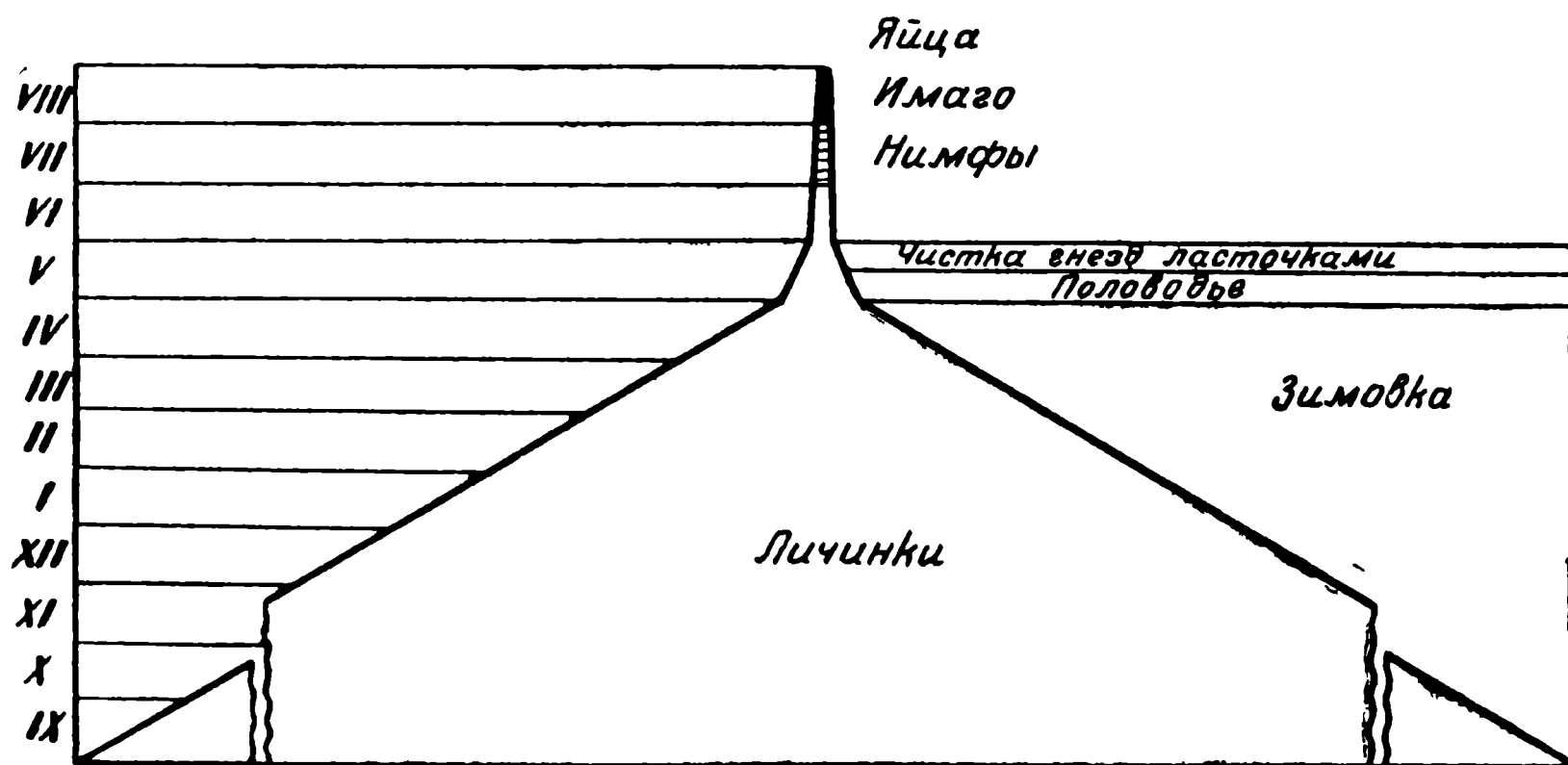


Рис. 27. Схема хода смертности в популяции *Ixodes lividus*

С прилетом птиц появляются новые факторы, вызывающие смертность личинок. Прилетевшие ласточки используют старые норы для ночевки в период постройки новых колоний. При этом весь материал прошлогодних гнезд, а частью и субстрат из-под них, вместе с находящимися там паразитами, выбрасывается ласточками наружу. Подобная очистка нор приводит к массовой гибели личинок, не успевших присосаться к птицам. Однако, если даже клещи присосались, они могут отпасть в еще недорытых новых норах и будут выброшены из них вместе с вырытым материалом. Лишь часть популяции отпадет в построенных заново норах и сможет достигнуть стадии нимфы. Смертность нимф и следующих за ними имаго не может быть значительной: условия в норах ласточек в летний период благодаря обилию пищи и высокой температуре благоприятны для паразитов и, в среднем, число нимф в гнездах не намного превышает число в них имаго. Именно личиночная смертность приводит к тому, что в конце лета в норах можно

обнаружить лишь единичных взрослых клещей, в то время как в сентябре—октябре каждого года личинки там исчисляются сотнями и даже тысячами. Изложенные выше данные могут быть представлены в виде своеобразной пирамиды с широким основанием и очень узкой вершиной (рис. 27). Подобный ход численности популяции резко отличается от такового свободно-живущих пастбищных кровососов и даже у жителей постоянно обитаемых нор млекопитающих. В этих случаях смертность популяции распределена приблизительно равномерно по всему жизненному циклу. Во всяком случае такого подавляющего преобладания смертности какой-то одной стадии развития там не наблюдается.

Сравнительная таблица фенологии береговой ласточки и *Ixodes lividus* в Московской области

В результате проведенной работы было установлено довольно строгое соответствие в календарных сроках развития паразита и его хозяина. Рис. 28 показывает связь различных стадий развития паразита с отдельными этапами жизни ласточек и объясняет ускоренный темп развития некоторых стадий клеща, а также наличие узкой алиментарной связи каждой из стадий развития паразита с определенными возрастными группами его хозяина.

СРАВНИТЕЛЬНО-ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *IXODES LIVIDUS* KOCH

(вместо заключения)

Жизненная схема *Ixodes lividus*

Как видно из изложенных выше данных, *Ixodes lividus* обитает постоянно в норах своего хозяина — береговой ласточки. Вне нор, он, очевидно, существовать не может, в силу ряда особенностей всего организма, сложившихся под влиянием условий мест обитания. Норы береговой ласточки роются птицами в малодоступных для других животных обрывах и в отсутствие хозяев пустуют. Поэтому паразиты ласточек, остающиеся в гнездах после отлета птиц, вынуждены голодать до следующего появления хозяев в норе. Микроклимат, складывающийся в норах ласточек, представляет большое своеобразие: зимой температура внутри них никогда не падает ниже -10° , обычно же держится на более высоком уровне (около -2°). В период гнездования ласточек, в связи с высокой температурой тела птиц и их птенцов, в норе устанавливается постоянная

Месяц	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Температура гнезда в градусах	+7 +12 +15	+30 — +32	+30	+15	+12
Состояние птиц	Прилет ласточек	В гнездах взрослые птицы	Птенцы	Все птицы в ночных норах, гнезда пустые	Отлет птиц Колонии пустуют
Состояние клещей	Голодные личинки	Сытые личинки	Голодные личинки Голодные личинки Голодные личинки	Яйца	Голодные личинки

Рис. 28. Фенологические данные для *Ixodes lividus* и *Riparia riparia* в Московской области

повышенная температура, достигающая непосредственно под гнездом 34—38°

Такая высокая температура держится около 1,5—2 месяцев.

На всех стадиях своего развития *Ixodes lividus* является монофагом, т. е. в природе обычно встречается только на береговых ласточках. Кормление этих паразитов на лабораторных животных также постоянно дает неудовлетворительные результаты: клещи либо отказываются присасываться, либо насасываются неполностью и в течение длительного срока (10—20 дней, вместо 4—5 дней). Полученные сытые клещи обычно имеют сильно удлиненные сроки развития и повышенную смертность.

Среди клещей сем. Ixodidae монофагия — явление вторичное. Большинство иксодид пастбищно-подстерегающего образа жизни — полифаги. В группе же норовых клещей монофагия возникает, очевидно, в процессе совместной эволюции хозяев и паразитов, обитающих в малодоступных для других животных биотопах. Вероятность такого происхождения стенофагии принимается Я. Д. Киршенблатом (1936) для многих настоящих норовых эктопаразитов из числа клещей, блох, мух-кровососок и т. п. Действительно, не только *Ixodes lividus*, но и другой паразит береговой ласточки — блоха *Ceratophyllus styx* Roth., является строгим монофагом (Иофф, 1941). Наличие двух известных к настоящему времени норовых обитателей, в такой высокой степени приспособленных к питанию только на береговой ласточке, указы-

вает на древность норового обитания этой птицы и ее паразитологических связей.

Приспособленность *Ixodes lividus* к своему хозяину идет и далее: у этого клеща наблюдаются еще более узкие возрастные алиментарные связи. Так, личинки его охотно сосут кровь взрослых ласточек и менее охотно — оперившихся птенцов. Нимфы при сосании явно предпочитают совсем молодых неоперенных птенцов. Лишь самки¹ почти с одинаковым успехом сосут кровь как оперенных, так и неоперенных птиц.

Это замечательное явление сделалось понятым после того, как были детально изучены календарные сроки развития клещей и их хозяев, а также выяснены некоторые особенности поведения ласточек в гнездовых колониях. Так, перед прилетом ласточек весной в старых норах их ожидают почти исключительно голодные личинки *Ixodes lividus*, для которых прилетевшие взрослые птицы служат единственным источником пищи. К моменту появления птенцов голодных личинок в гнездах уже не бывает. Отсюда — установившаяся алиментарная связь личинок *Ixodes lividus* со взрослыми ласточками.

Через 15—18 дней после отпадения с птиц сытых личинок в норах появляются окрепшие после линьки голодные нимфы. Казалось бы, они могут присасываться ко взрослым птицам. Однако момент появления нимф совпадает с вылуплением птенцов. Взрослые птицы в это время покидают гнездовые норы и ночуют в ночлежных норах. Таким образом, в распоряжении нимф остаются только птенцы. Сосание на них представляет клещам большие удобства благодаря относительно малой подвижности птенцов и неспособности их счесывать с себя паразитов, отсутствию перьевого покрова и тонкой нежной коже, богато снабженной кровеносными сосудами. К взрослым птицам в этот период присасывание возможно лишь в момент залета их в нору с кормом для птенцов и осуществляется, очевидно, крайне редко. В связи с этим у нимф и выработалась предпочтительная способность питания на птенцах ласточек.

Благодаря высокой температуре в норах, уже дней через десять после отпадения с хозяев нимфы линяют в имаго. К этому времени часть птенцов успевает покрыться пером, другие могут несколько отстать в развитии². Таким образом, свежеслинявшие самки клеща имеют возможность сосать на птенцах различной степени оперенности, а также и на взрослых ласточках, влетающих с кормом в гнездо. В связи с этим

¹ О питании самцов см. ниже.

² Нам приходилось наблюдать в колониях выводки разного возраста, с птенцами в разной степени оперенными.

у них не выработалось особенно резкой связи с какой-либо определенной возрастной группой ласточек. Сытые самки через 4—5 дней отпадают с птиц и прячутся под гнездо. Здесь через 3—8 дней они начинают яйцекладку, причем отложенные яйца развиваются в тот же сезон. Таким образом, при исключительном обилии доступной пищи краткий период развития птенцов оказывается достаточным для завершения полного жизненного цикла клеща: к моменту вылета оперившихся птиц из гнезда паразит уже успевает достигнуть состояния сытой половозрелой стадии. Личинки нового поколения, как правило, появляются только после вылета ласточек из гнезд. Поднявшиеся на крылья птенцы более не возвращаются в гнезда. Они либо роют для ночлега и отдыха новые норы, либо поселяются в безгнездных старых. Поэтому появившиеся личинки не имеют возможности накормиться с осени и остаются на зиму в голодном состоянии. При этом они впадают в состояние диапаузы, помогающее им переносить продолжительный период голодания до наступления зимних низких температур. Даже в том случае, когда личинки успевают накормиться с осени (что случается крайне редко), в нимфы они не линяют до наступления весны.

Большое своеобразие представляет ход изменения численности популяции *Ixodes lividus*. Длительность жизни отдельных стадий паразита варьирует от 15—20 дней у нимф и 30—45 дней у имаго, до 9 месяцев у личинок. В связи с этим, а также в связи с особенностями биологии хозяина, смертность популяции распределена между стадиями, как уже было сказано, очень неравномерно и в основном падает на личиночную стадию. Однако благодаря тому, что *Ixodes lividus* постоянно обитает в убежище, сравнительно хорошо защищенном от воздействия неблагоприятных условий среды, и шансы его попасть на хозяев довольно высоки, абсолютная величина его смертности значительно ниже того, что наблюдается у других *Ixodidae* (см. ниже). В соответствии с этим и количество яиц, откладываемых самкой *Ixodes lividus*, невелико, едва достигает 700—800 штук, и прожорливость самок также довольно умеренна: после сосания вес особи, по сравнению с голодной, увеличивается не более, чем в 55—60 раз. Сосание продолжается 4—5 дней, причем самцы крови совсем не пьют.

Такова в кратких чертах жизненная схема *Ixodes lividus* — паразита береговой ласточки.

Эта схема характеризуется: 1) обитанием в закрытом убежище, в гнезде хозяина; 2) монофагией; 3) узкими алиментарными связями определенных стадий паразита с определенными возрастными группами его хозяина; 4) относительно небольшой абсолютной предимагинальной смертностью;

5) небольшой плодовитостью самок; 6) умеренной их прожорливостью; 7) афагией самцов и 8) одногодовым жизненным циклом.

Сравнение жизненной схемы *Ixodes lividus* с таковыми у других Ixodoidea

Различия жизненных схем семейств Ixodidae и Argasidae. Прежде чем перейти к сравнению жизненной схемы *Ixodes lividus* с другими представителями надсемейства Ixodoidea необходимо рассмотреть, какими способами вообще решают клещи этой группы свою жизненную задачу — сохранения и распространения вида (Беклемишев, 1942, 1945) и как лучше всего подойти к классификации их жизненных схем, не внося искусственности в сравнительно-паразитологическую систему. Известно, что надсемейство Ixodoidea включает два семейства клещей, резко различающихся не только морфологическими признаками, но и своей биологией. Рассмотрим отдельно биологические особенности каждой из этих групп.

Клещи семейства Argasidae — многохозяинные обитатели различного рода закрытых убежищ, характеризуются полимеризованным жизненным циклом (число нимфальных стадий может достигать 7), долголетием (до 15—20 лет и более), полифагией, способностью к многолетнему голоданию и быстрому напиванию, умеренной одноразовой прожорливостью, способностью к неоднократным кровососаниям на имагинальной стадии, откладкой яиц в несколько приемов, невысокой одноразовой плодовитостью.

Клещи семейства Ixodidae в основной своей массе характеризуются совершенно иными признаками, а именно, олигомеризованным жизненным циклом (число линек уменьшено до 2, число сосаний — до 3), сравнительно более коротким существованием и меньшей способностью к голоданию, длительным сроком сосания, неспособностью к повторным имагинальным приемам пищи и к повторной откладке яиц, в связи с чем стоит огромная прожорливость и гигантская одноразовая плодовитость. Большое число видов является пастбищно-подстерегающими кровососами (Беклемишев, 1945). Однако немало и гнездово-норовых форм, весь жизненный цикл или только часть его проводящих в убежищах — в норах млекопитающих или в гнездах птиц. Но и у этих форм исходные иксодовые черты остаются ярко выраженными.

Таким образом, естественность деления клещей надсемейства Ixodoidea на две экологические группы, совпадающие с его систематическими подразделениями не подлежит сомнению. Различия между этими группами настолько глубоки, что

даже сходный образ жизни (например, гнездово-норовый) не стирает их.

Значение одноразовой и кругложизненной плодовитости и прожорливости для характеристики жизненных схем клещей. Ход изменения численности популяции за период развития животного от яйца до взрослой стадии, а также и абсолютная величина его смертности являются характерными для каждого отдельного вида и стоят в тесной зависимости с его плодовитостью, а следовательно, и прожорливостью. Для того чтобы вид мог поддерживать свою численность, как известно, каждая пара животных (самец и самка) независимо от длительности жизни должна обеспечить доживание до полной зрелости из своего потомства, по крайней мере, двух потомков. Сколько порций яиц при этом откладывается в данном случае не имеет значения. Поэтому для понимания баланса популяции у видов, многократно кладущих яйца и сосущих кровь, необходимо учитывать кругложизненную плодовитость и прожорливость самок.

Иной подход нужен при всестороннем сравнении схем паразитов из различных экологических групп. В этом случае очень важно знать, как распределяется плодовитость и прожорливость самок в течение их индивидуальной жизни (сколько бывает имагинальных сосаний и сколько порций яиц при этом откладывается), каковы гонотрофические взаимоотношения у сравниваемых видов. Эти признаки зависят от условий обитания, степени подвижности кровососа, обеспеченности доступа к хозяину и т. д. Знание их дает возможность значительно полнее представить основные черты его жизненной схемы.

Таким образом, для всестороннего сравнения жизненных схем кровососов необходимо учитывать не только кругложизненную их плодовитость и прожорливость, но и одноразовую.

У клещей *Ixodoidea* наблюдается два способа компенсации высокой смертности популяции. У *Argasidae* в связи с необходимостью быстрого насасывания (во избежание отпадения в условиях открытой природы, после питания на случайных посетителях убежищ) развилась умеренная прожорливость и способность к повторным сосаниям и яйцекладкам. У *Ixodidae* же сложились совершенно иные отношения: при исходном для них пастбищно-подстерегающем образе жизни малые шансы попадания на хозяев привели к выработке у этих клещей способности принимать за один раз порцию крови, обеспечивавшую созревание всего числа яиц, необходимого для покрытия очень большой предимагинальной смертности. Таким образом, откладка яиц одной порцией, при одноразовом питании самок со всеми вытекающими отсюда биологическими

особенностями, характерна для семейства Ixodidae. Откладка же яиц в несколько приемов, после повторных кровососаний характеризует представителей семейства Argasidae, с их долголетним, полимеризованным жизненным циклом, убежищным обитанием и т. д.

Жизненная схема типичного пастбищно-подстерегающего клеща и сравнение с ней жизненной схемы *Ixodes lividus*. Рассмотрим жизненную схему типичного пастбищно-подстерегающего кровососа из Ixodidae, например, клеща *Dermacentor silvarum* Ol., с тем, чтобы иметь возможность сравнить с ней жизненную схему *Ixodes lividus*.

Как и все представители семейства Ixodidae, *Dermacentor silvarum* обладает олигомеризованным жизненным циклом и однократными имагинальным питанием и яйцекладкой. Местом обитания этого вида служат кустарники, условия обитания всех стадий довольно суровы, попадание на хозяев — счастливая случайность. В связи с этим смертность в популяции очень велика и сравнительно равномерно распределена между стадиями. Для компенсации ее у вида выработалась высокая плодовитость: самки откладывают от 3 до 8 тыс. яиц. Для одновременного развития такой порции яиц нужно большое количество питательного материала. В соответствии с этим, самки *Dermacentor silvarum* при сосании крови увеличивают свой вес в 150 и более раз. Самцы, принужденные искать самок на хозяевах, также сосут кровь, но в значительно меньшем объеме. Круг хозяев этого клеща довольно широк: главным образом различные грызуны — для молодых стадий и крупный рогатый скот — для взрослых. Длительность сосания составляет 4—5 дней.

Если сравнить жизненную схему *Dermacentor silvarum* с тем, что имеет место у *Ixodes lividus* (табл. 10), можно видеть большое сходство по ряду признаков, а именно: *Ixodes lividus* как и *Dermacentor silvarum* имеет олигомеризованный жизненный цикл и однократное имагинальное питание и яйцекладку; время пребывания на хозяине у обоих видов почти одинаково. Однако имеется и ряд резких отличий. Так, *Ixodes lividus* обитает в убежище, тогда как *Dermacentor silvarum* относится к группе открытоживущих кровососов. В связи с этим смертность, плодовитость и прожорливость у *Ixodes lividus* значительно ниже, чем у *Dermacentor silvarum*, и смертность распределена между стадиями неравномерно. Отличается *Ixodes lividus* и наличием монофагии.

Таким образом, хотя *Ixodes lividus* и обладает рядом черт, обусловленных его принадлежностью к семейству Ixodidae и сближающих его с иксодидами пастбищно-подстерегающего образа жизни, обитание в закрытых убежищах и тесная связь с хозяином наложили резкий отпечаток на всю жизненную

Сравнение основных элементов жизненных

Вид клеща	Места обитания	Тип питания	Абсолютная предимагинальная смертность
<i>Dermacentor silvarum</i>	Кустарники	Полифагия	Очень большая
<i>Ixodes ricinus</i>	Леса	»	То же
<i>I. hexagonus</i>	Норы лис и т. п.		Сравнительно умеренная
<i>I. howelli</i>	Гнезда каменной ласточки	Стенофагия	То же
<i>I. lividus</i>	Норовые гнезда береговой ласточки	Монофагия	»
<i>Ceratixodes putus</i>	Открытые гнезда птиц	Относительная монофагия	Еще меньше
<i>Alectorobius tholozani papillipes</i>	Закрытые убежища млекопитающих	Полифагия	То же

схему паразита, обусловили выработку у него своеобразных биологических особенностей.

Жизненная схема типичного норового клеща и сравнение с ней жизненной схемы *Ixodes lividus*. По характеру мест обитания *Ixodes lividus* приближается к аргасидам. Для сравнения рассмотрим детальнее жизненную схему одного из представителей Argasidae, например, *Alectorobius tholozani papillipes* Birula (по М. В. Поспеловой-Штром, 1953). Как все представители семейства, этот клещ характеризуется полимезизованным жизненным циклом, полифагией и повторными имагинальными приемами пищи и яйцекладками. Местом его обитания служат закрытые убежища млекопитающих, поэтому смертность его невелика и плодовитость снижена. В одной кладке может содержаться около 200 яиц. Точное число кладок еще не ясно, но если принять, что их в среднем 5, кругло-

схем клещей разных экологических групп

Плодовитость		Прожорливость (увеличение веса)		Пита- ние самцов	Экологическая группа	Автор
одно- разовая	кругло- жизненная	одноразовая	кругло- жизненная			
От 3000 до 8000	Совпа- дает	В 150 раз и более	Совпадает	+	Пастбищ- ный подстере- гающий кровосос	Павловский, 1947
До 3200	То же	В 200 раз	То же	+	То же	Nuttall, 1913; Павловский; 1947
250—650		?	»	—		Nuttall, 1913
Не- большая		?	» »	—	Гнездо- вые паразиты птиц	Kohls, 1947
700	» »	В 50—55 раз	» »	—		Наши данные
320—350	» »	?	» »	—		Nuttall, 1913
200	200 × × число кладок ≈ 1000	Приблизи- тельно в 9,6 раз	Приблизи- тельно в 40—50 раз	+	Норовый подстере- гающий кровосос	Поспелова- Штром, 1953

жизненная плодовитость одной самки будет около 1 тыс. яиц. Соответственно невелика и прожорливость: за одно сосание самка увеличивает свой вес приблизительно в 10 раз. Если же учесть весь объем крови, который может поглотить самка за все имагинальные сосания (например, за 5), эта величина будет превышать вес голодной особи примерно в 40—50 раз.

Сравнивая жизненную схему *Alectorobius tholozani* с тем, что имеет место у *Ixodes lividus*, можно заметить довольно большое сходство между ними не только в характере мест обитания, но и в числе откладываемых самкой яиц (а следовательно, и в размерах предимагинальной смертности). Однако сходство это вторичного порядка, обусловленное обитанием в сходных условиях, и происхождение от форм с различными исходными позициями чувствуется очень резко. Особенности постэмбрионального развития (олиго- или полимеризация

жизненного цикла), кратковременное или длительное пребывание на хозяине, многократность или однократность имагинальных сосаний и яйцекладок — различия слишком серьезные, чтобы можно было объединить виды, обладающие ими, в одну сравнительно-экологическую группу.

Сравнение жизненной схемы *Ixodes lividus* с таковой норových иксодид-паразитов млекопитающих. Мы убедились, что *Ixodes lividus* не может быть отнесен ни к типичным пастбищно-подстерегающим кровососам, какими является большая часть иксодид, ни к норovým подстерегающим кровососам аргазидного типа (Беклемишев, 1945). Однако среди иксодид известно довольно много видов, также характеризующихся обитанием в гнездах или норах различных животных. Таковы *Ixodes hexagonus* (на ежах, лисах, и т. п.), *I. angustus* Neum. (на белках), *I. trianguliceps* Bir. (на мелких млекопитающих), *I. pomeranzevi* G. Ser. (на полевках, бурундуках, ежах), *I. occultus* V. Rom. (на песчанках), *Haemaphysalis numidiana* Neum. (обитатель нор мелких млекопитающих пустынь) и ряд других. Детальное изучение жизненных схем этих паразитов еще не проводилось, однако известны отдельные данные, говорящие о том, что перечисленные виды обладают непрерывным жизненным циклом, т. е. развитием без диапаузы (Поспелова-Штром, 1935 а; Сердюкова, 1948). Это связано, очевидно, со значительным постоянством условий существования в глубоких, постоянно обитаемых норах млекопитающих, что обусловило снижение плодовитости и, по всей вероятности, прожорливости паразитов. Так, известно, что *Ixodes hexagonus* откладывает всего лишь 250—650 яиц (Натталл, 1913). Несомненно, количество крови, потребное для созревания такой порции яиц, невелико. Самцы у всех иксодовых клещей, обитающих в закрытых убежищах, крови не пьют и обладают редуцированным гипостомом. На остальных стадиях своего цикла эти клещи являются полифагами, хотя круг их хозяев значительно уже того, что имеет место у аргазид. Вне убежищ они могут быть встречены только на хозяевах; линька, яйцекладка, нападение на хозяев происходят в убежище.

По большинству перечисленных признаков, как-то: по обитанию в убежище, по сниженной плодовитости, афагии самцов и вероятному снижению прожорливости самок — *Ixodes lividus* приближается к иксодидам, обитающим в норах млекопитающих и, очевидно, может быть отнесен к одной экологической группе с этими последними — к группе норových иксодид. Однако и здесь мы не находим полного сходства. Так, у *Ixodes lividus* отсутствует полифагия, непрерывный же жизненный цикл у данного паразита при резко изменчивых микроклима-

тических и биологических условиях в гнезде хозяина — птицы — в течение года совершенно невозможен. Повидимому, внутри группы норových иксодид следует провести дальнейшее более дробное подразделение, как это предлагали еще Ф. Хезельхауз (Heselhaus, 1915) и С. Нордберг (Nordberg, 1936), и отличать обитателей нор млекопитающих от обитателей гнезд птиц.

Иксодиды птиц

Как показали исследования ряда авторов, среди иксодовых клещей довольно много видов, специально приспособившихся к паразитированию на птицах. Так, по данным П. Шульце (Schulze, 1932b, 1937, 1944a), исключительно на птицах встречаются:

<i>Ceratixodes putus putus</i> Cambr.	на морских птицах;
<i>C. p. procellariae</i> P. Sch.	на буреветниках;
<i>Ixodes caledonicus caledonicis</i> Nutt.	на домашнем голубе, горихвостке;
<i>I. c. sculpturatus</i> P. Sch.	
<i>I. plumbeus (lividus) plumbeus</i>	на береговой ласточке;
<i>I. lividus bavaricus</i> P. Sch. u. Schl.	
<i>I. I. obotriticus</i> P. Sch u. Schl.	
<i>I. strigicola</i> P. Sch. u. Schl.	гнездах лесных сов;
<i>I. arboricola arboricola</i> P. Sch. u. Schl.	на синицах;
<i>I. a. muscipae</i> P. Sch.	на мухоловке;
<i>I. a. domesticus</i> P. Sch.	на горихвостке;
<i>I. dryadis</i> P. Sch. u. Schl.	в дуплах;
<i>I. frontalis</i> Panz.	на различных певчих птицах;
<i>I. passericola</i> P. Sch.	на полевом воробье;
<i>I. auritulus</i> Neum.	на орланах и др.;
<i>I. anatis</i> Chilton	на утках, на бескрылых (киви);
<i>I. daveyi</i> Nutt.	на <i>Gallirex</i> , <i>Cisticola</i>
<i>I. festae</i> Rond.	на куропатке;
<i>I. aegyptidis</i> Mask.	на бакланах, крачках и др.
<i>I. signatus</i> Bir.	
<i>I. collocalliae</i> P. Sch.	на салланганах;
<i>I. unlcavatus</i> Neum.	на бакланах;
<i>I. percavatus rothschildi</i> Nutt. u. Warb.	на чайках

Н. О. Оленев (1929) отмечает на альпийской завирушке *Ixodes semenovi* Ol.

Из группы *Metastriata* главным образом на птицах, по данным П. Шульце (Schulze, 1932b), встречается только *Haemaphysalis hoodi* Warb. u. Nutt. и, быть может, *H. turturis* Nutt. u. Warb. (одна находка), а по данным М. В. Поспеловой-Штром (1935b) — *H. pavlovskyi* Posp.-Shtr. (на фазанах

в Таджикистане). Таким образом, группа птичьих иксодид включает по меньшей мере около 20 видов.

Биологические данные о представителях этой группы очень немногочисленны и сводятся к следующему: Г. Натталл (Nuttall, 1913) сообщил, что самки обитающего в гнездах некоторых морских птиц *Ceratixodes putus* в экспериментальных условиях отказываются сосать кровь уток, морских чаек, куриц, а самцы вообще крови не пьют. В кладке этого клеща содержится от 12 до 380 яиц (обычно 320—350). Яйцекладка продолжается от 6 до 39 дней. Копуляция имеет место как с сытыми, так и с голодными самками. П. Шульце (Schulze, 1932b) указывает на случаи нападения *Ceratixodes putus* на людей. К сожалению, осталось не выясненным, какая стадия клеща зимует, какова скорость развития отдельных стадий и как выражается связь биологии паразита с биологией хозяев.

Многие виды клещей, встречающиеся на птицах, проходят свое развитие в их гнездах, там перезимовывают и весной нападают на птиц и их птенцов (Schulze, 1932b). Если гнезда пустуют, клещи долго не погибают, так как способны к длительному голоданию (сроки голодания птичьих видов не указаны).

Есть данные о массовом нападении *Ixodes howelli* Cooley & Kohls на каменных ласточек — *Petrochelidon pyrrhonota pyrrhonota* (Kohls, 1947). При этом указано, что в гнездах и на птенцах ласточек обнаружены одновременно все три активные стадии развития клеща. В массе клещи были обнаружены и в трещинах скал поблизости от гнезд. Самцы были найдены только на сытых самках, при акте копуляций, и вне гнезд, — в трещинах скал. Ни на птицах, ни в гнездах они не встречались. Число яиц в кладке невелико (точная цифра не указана). Яйца в гнездах были найдены 8 октября. Через 8 дней из них вылупились личинки. Этих данных, конечно, недостаточно для того, чтобы представить себе полностью жизненный цикл *Ixodes howelli*; однако можно предположить, что самцы не питаются и не связаны с гнездом, что число яиц в кладке невелико, что нет определенной сезонной цикличности, так как популяция состоит одновременно из всех стадий развития.

Таким образом, имеющиеся литературные данные еще не дают ясного представления о типичной жизненной схеме клещей птичьих гнезд. Но ясно, что специализация их идет в направлении выработки монофагии и даже узкой приуроченности определенных стадий развития паразита к определенным возрастным группам хозяина; появляется строгая цикличность развития, в противовес непрерывному жизненному циклу у клещей — обитателей нор млекопитающих, а в связи с ней —

неравномерность скорости развития и продолжительности жизни различных стадий. Различные представители группы клещей птичьих гнезд стоят на разных ступенях процесса специализации, что указывает на формирование фауны птичьих клещей и в настоящее время. *Ixodes howelli*, очевидно, лишь начинает переход от свободного образа жизни к обитанию в птичьем гнезде. На это указывает и то, что наиболее консервативная стадия развития — непитающийся самец — еще не проникла в гнездо, и то, что нет строгой приуроченности к гнезду у остальных стадий, нет определенной цикличности в развитии (все стадии могут быть обнаружены на птицах одновременно). Однако уже намечается переход к обитанию в гнездах и сокращению числа яиц в кладке. *Ixodes lividus*, по-видимому, занимает довольно высокую ступень процесса специализации, так как перечисленные направления этого процесса достигли у него значительного развития. Жизненный цикл паразита в настоящее время уже строго адаптирован к образу жизни хозяина, что говорит о длительной совместной эволюции этих двух видов животных.

Наличие особой экологической группы птичьих гнездовых иксодовых клещей подтверждается также данными морфологического анализа некоторых ее представителей. Так, несмотря на принадлежность птичьих гнездовых представителей *Ixodes* к нескольким различным неродственным группам, для всех них общее и характерное в появлении ряда прогрессивных признаков. П. Шульце (Schulze, 1944a), например, отмечает, что у всех птичьих клещей женское половое отверстие передвинулось вперед, на уровень кокс III или даже II. Этот признак встречается, правда, и у паразитов млекопитающих, однако только у наиболее прогрессивных форм. Среди птичьих *Ixodidae* первичное положение женского полового отверстия на уровне кокс IV вообще уже не встречается¹. Тот же автор отмечает появление гигантского саблеобразного шипа на коксах IV у *Ixodes collocaliae*, слитых поровых полей у *I. unicavatus*, волосатых щеток у самцов *Ceratixodes putus* и т. д. Кроме того, у некоторых самок наблюдается тенденция к редукции плеч и к образованию сильных шипов на вертлугах. У самцов *Ixodes lividus* нами замечена редукция sternale. Для большинства птичьих клещей характерна округлая форма тела, позволяющая им сократить поверхность (тела) при данном объеме до минимума. Наличие у птичьих клещей большого числа своеобразных, преимущественно прогрессивных признаков говорит о специфичности и молодости этой группы паразитов.

¹ Исключением служит *Ixodes daveyi*. Однако, по мнению П. Шульце (Schulze, 1944), здесь может иметь место недосмотр при описании клеща.

Не следует, однако, думать, что все клещи птичьих гнезд живут в одинаковых условиях и обладают одной и той же жизненной схемой. Сравнение экологических условий в гнездах различных типов (Nordberg, 1936) показывает, что группа птичьих гнезд в свою очередь дробится на более мелкие группы. Так, условия обитания в совершенно открытых гнездах (наземных, надземных), резко отличаются от условий в дуплах или норах. При этом в открытых гнездах чаще всего встречаются случайные особи, нашедшие здесь благоприятные условия существования в период гнездования птиц (Киршенблат, 1936). В зимний период такие гнезда большей частью пустуют. В противоположность этому, гнезда дупляного или норового типа обладают обильной характерной фауной, состоящей как из настоящих норовых обитателей, так и из случайных или частых их посетителей. Зимой дупла и норы бывают обильно заселены членистоногими, которые становятся особенно активными весной, перед прилетом птиц (Löw, 1867). Однако исследования микроклиматических условий дупел и земляных нор (Кузякин, 1936; Ралль, 1939) показали, что и эти биотопы значительно разнятся между собой, в связи с чем, очевидно, и членистоногие, обитающие в дуплах деревьев, должны иметь несколько иные приспособительные признаки, чем обитающие в норах.

Классификация жизненных схем клещей внутри семейства Ixodidae

Изложенные выше данные об экологических группировках внутри семейства Ixodidae можно представить в виде схемы, по которой *Ixodes lividus* занимает место в группе обитателей птичьих гнезд норового типа¹.

Типы жизненных схем иксодовых клещей

- I. Пастбищно-подстерегающие кровососы:
 1. Однохозяинные (*Hyalomma scirpense*),
 2. Двуххозяинные (*H. marginatum*),
 3. Треххозяинные (*Ixodes persulcatus*),
- II. Гнездово-норовые кровососы (все треххозяинные):
 1. Обитатели нор млекопитающих (*Haemaphysalis numidiana*)
 2. Обитатели гнезд птиц:
 - а) норового типа (*Ixodes lividus*),
 - б) дупляных (*I. arboricola*),
 - в) открытых (*I. (Ceratixodes) putus*).

¹ В настоящую схему не включены формы, проводящие в норах часть жизненного цикла, хотя они легко могли бы найти в ней свое место.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а н н и к о в А. Г. 1954. Материалы к описанию гнездовых колоний береговой ласточки. Уч. зап. МГПИ, т. 28, каф. зоол., вып. 2.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1942. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, вып. 5.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, вып. 1.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, изд. 2.
- Б у т у р л и н С. А. и Д е м е н т ь е в Г. П. 1937. Полный определитель птиц СССР, т. 4. Воробьиные.
- Б у т у р л и н С. А. и Д е м е н т ь е в Г. П. 1941. Полный определитель птиц СССР, т. 5. Общий очерк строения и жизни птиц.
- В о л ч а н е ц к и й И. Б. 1926. О роли береговой ласточки (*Riparia riparia*) в процессе разрушения берегов. Русск. гидробиол. журн., т. 5, № 5—6, Саратов.
- Г л а щ и н с к а я - Б а б е н к о Л. В. 1949. Хетотаксия тела личинки сем. Ixodidae и ее таксономическое значение. ДАН СССР, т. 65, № 2.
- З а х в а т к и н А. А. 1941. Тироглифоидные клещи. Фауна СССР. Паукообразные, т. 6, вып. 1.
- З а х в а т к и н А. А. 1947. Некоторые итоги и перспективы развития сельскохозяйственной и общей акарологии в СССР. Зоол. журн., т. 26, вып. 5.
- З а х в а т к и н А. А. 1953. Сборник научных работ, изд. МГУ.
- И о ф ф И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск.
- К а ш к а р о в Д. Н. и К у р б а т о в. 1929. Экологический очерк фауны позвоночных центральных Кара-Кумов. Тр. Ср.-Аз. гос. ин-та, сер. 12, вып. 7.
- К и р ш е н б л а т Я. Д. 1935. К вопросу о происхождении некоторых видов нидиколов (обитателей гнезд). ДАН СССР, т. 2, вып. 3—4.
- К и р ш е н б л а т Я. Д. 1936. Фауна гнезд млекопитающих и птиц. Вопр. экол. и биоценол., вып. 3.
- К о л п а к о в а С. и Л и п п е р т Н. 1930. К биологии *Rhipicephalus schulzei* Olen. 1929. Вестн. эпидемиол. и паразитол., т. 9, 3.
- К о ш е ч к и н а Г. В. 1950. Положение в биоценозе клещей *Ixodes crenulatus*. Изв. Акад. наук Казах. ССР, сер. паразитол., вып. 8.
- К у з ь я к и н А. П. 1936. Условия обитания животных в дуплах деревьев. Вопр. экол. и биоценол., вып. 3.
- Л а н г е А. Б. 1947. История развития, морфология и систематика паразитических клещей сем. Laelaptidae.
- Л о т о ц к и й Б. В. 1949. Хетотаксия личинок клещей рода *Dermacentor* Koch. фауны Таджикистана. ДАН СССР, т. 65, вып. 3.
- М е н з б и р М. А. 1893. Птицы России, т. 2.
- Н е л ь з и н а Е. Н. 1951. Крысиный клещ. Изд. Акад. мед. наук СССР.
- О л е н е в Н. О. 1927. К систематике и географическому распространению клещей Ixodoidea. Сообщ. I. ДАН СССР, стр. 219.
- О л е н е в Н. О. 1929. К систематике и географическому распространению клещей Ixodoidea. Ежег. Зоол. муз. АН СССР, т. 30, вып. 2.
- П о м е р а н ц е в Б. И. 1936. К морфологии рода *Rhipicephalus* Koch. в связи с построением натуральной классификации Ixodoidea. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. 6.
- П о м е р а н ц е в Б. И. 1937. О паразитологических адаптациях у Ixodoidea (Acarina). Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.

- Померанцев Б. И. 1946. Клещи (сем. Ixodidae) СССР и сопредельных стран, изд. АН СССР.
- Померанцев Б. И. 1947. К построению системы Ixodoidea (Acarina, Parasitiformes). Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. 9.
- Поспелова-Штром М. В. 1935а. Биологические наблюдения над клещом *Hyalomma jakimovi* в лабораторных условиях. Сб.: Вредители животноводства, изд. АН СССР.
- Поспелова-Штром М. В. 1935 б. К систематике клещей рода *Haemaphysalis* С. L. Koch. Тр. Таджикск. базы АН СССР, № 5.
- Поспелова-Штром М. В. 1941. К методике кормления клещей Ixodidae в лаборатории. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 10, № 3—4.
- Поспелова-Штром М. В. 1953. Клещи орнитодорины и их эпидемиологическое значение, изд. Акад. мед. наук СССР.
- Ралль Ю. М. 1932. К методике изучения микроклимата гнезд суслика. Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 11, вып. 1.
- Ралль Ю. М. 1939. Тепловые условия в норах песчаных грызунов и методика их изучения. Зоол. журн., т. 18, вып. 1.
- Сердюкова Г. В. 1947. Метод определения продолжительности цикла развития у клещей сем. Ixodidae. ЗИН Реф. н.-иссл. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук.
- Сердюкова Г. В. 1947. Цикл развития клещей сем. Ixodidae. Реф. н.-иссл. работ за 1945 г. АН СССР, отд. биол. наук.
- Щуренкова А. И. 1936. Простая техника экспериментального выплаживания флэботомусов. Узбек. паразитол. сб., т. 1.
- Arthur D. R. 1949. The scutum of the tick *Ixodes ricinus* L. Journ. Parasitology, v. 39, No. 3—4, Febr.
- Baldwin a. Kendeigh. 1932. Physiology of the temperature of birds. Sci. Bull. Cleveland. Mus. Nat. Hist., v. 3.
- Hartert E. 1910. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. I, Berlin.
- Heselhaus F. 1915. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nidicolen. Tijdschr. v. entomologie Deel, LVIII.
- Heselhaus F. 1923. Die Kleinhöhlenfauna. Sitzungsberichte Nat. Ver. Preuss. Rheinl. Westf.
- Falcoz D. 1914. Contribution à l'étude de la faune des microcavernes. Ann. soc. Linn., t. 61, Lyon.
- Koch C. L., 1844. Systematische Uebersicht über die Ordnung der Zecken. Arch. Naturgeschichte, Bd. I, Nr. 26, Berlin.
- Kohls G. M., 1947. Notes on the tick *Ixodes howelli* Cooley a. Kohls, with descriptions. Journ. Parasitology, v. 33, No. 1, Febr.
- Löw F. 1867. Bewohner der Schwalbennester. Verh. Zool. Bot. Gesellsch., Bd. 17, Wien.
- Nordberg S. 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen.
- Nuttall G. F., Warburton C., Cooper W. F. a. Robinson L. E. 1911. Ticks, a Monograph of the Ixodoidea. Part 2, Cambridge
- Nuttall G. F. 1913. Observation on the biology of Ixodidae. Journ. Parasitology, v. 6, No. 1.
- Oudemans, Schulze P. u. a. 1936. Kritisch, Historisch Übersicht der Acarologie. Pt. 3, Bd. B, Ixodidae.
- Schulze P. (Rostock). 1919. Ueber den Geselligkeitstrieb der Zeckenlarven. Deutsche Entomol. Zeitschrift.
- Schulze P. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Zecken Europas. Sitzungsberichte Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin.
- Schulze P. 1930. Erster Beitrag zu einer Zeckenfauna Schwedens. *Ixodes arboricola*, *lividus* *obotriticus*. Göteb. Vetensk och vitterhats Sanch., Hdl., B. 1, 13.

- Schulze P. 1932a. Ueber die Körpergliederung der Zecken, die Zusammensetzung der Gnathostoma und die Beziehung der Ixodoidea zu den fossilen Anthracomarti. Sitzungsberichte Abh. Naturforsch. Ges. zu Rostock, Bd. 3, Nr. 3.
- Schulze P. 1932b. Die Zecken als Vogelparasiten. Journ. Ornithologie, Jahrgang 80, H. 3, Berlin.
- Schulze P. 1935. Zur vergleichenden Anatomie der Zecken. Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere, Bd. 30.
- Schulze P. 1937. Die Kleinhöhlenbewohnenden Zecken der Artengruppe um *Ixodes autumnalis* Leach, 1815. Zeitschr. Parasitenkunde, Bd. 9, H. 3, Berlin.
- Schulze P. 1941. Das Geruchsorgan der Zecken. Untersuchungen über die Abwandlungen eines Sinnesorgans und seine stammesgeschichtliche Bedeutung. Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere, Bd. 37, H. 3.
- Schulze P. 1942a. Die morphologische Bedeutung des Afters und seiner Umgebung bei den Zecken. Zeitschr. Morph. Oekol. Tier, Bd. 38, H. 3.
- Schulze P. 1942b. Ueber die Hautsinnesorgane der Zecken, besonders über eine bisher unbekannte Art von Arthropodensinnesorganen, die Krobylophoren. Zeitschr. Morph. Oekol. Tier, Bd. 38, H. 2.
- Schulze P. 1943. Die Zecke *Endopalpiger heroldi* P. Sch. als wahrscheinliches Tertiärrelikt in Deutschland. Zool. Anz., Bd. 143, H. 11/12.
- Schulze P. 1944a. Die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung bei den Vogelzecken, die Bedeutung der Vögel als Schildzeckenwirte und die Beziehungen der Ixodoidea zu den Piroplasmen, nebst Beschreibung des ersten Ixodes von der Hausschwalbe. Zool. Anz., Bd. 144., H. 11/12.
- Schulze P. 1944b. Ein neuer Balkanixodes nebst Bemerkung über die Perspicilla der Ixodiden. Zool. Anz., Bd. 144.
- Schulze P. u. Schlottke E. 1929. Kleinhöhlenbewohnende deutsche Ixodes. Sitzungsberichte u. Abh. Naturforsch. Ges. zu Rostock, Bd. 3, F. 2.
- Senevet G. 1920. Contribution à l'étude des Ixodes. Adaptation biologique des ambulacres de la première paire de pattes. Bull. Soc. Pathol. exotique, t. 13, N° 2.
-

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ОКРАСКУ ЖИВОТНЫХ

П. А. Резник

Давно уже подмечено, что у близких видов птиц и млекопитающих, а также у подвидов одного вида, живущих в разных климатических условиях, наблюдается определенная закономерность в изменении окраски: у животных в местностях с жарким и влажным климатом интенсивнее развиваются меланины и от этого они оказываются окрашенными темнее и ярче, чем близкие к ним виды или подвиды из стран с континентальным климатом. Влияние континентального климата может выражаться как в общем посветлении покровов животного, так и в более слабом развитии темных пятен. На основании изучения окраски птиц П. В. Серебровский (1925) пришел к выводу, что из климатических факторов наибольшее значение имеет влажность, «если нарисовать карту интенсивности окраски, то она в общих чертах совпадает с картой годового количества осадков». Подобные же закономерности в изменении окраски были подмечены и у некоторых беспозвоночных, однако исследования ограничивались почти одними только насекомыми.

На основании своих наблюдений и сопоставления литературных данных мы пришли к выводу, что и у некоторых других членистоногих, в частности у пастбищных клещей, наблюдается то же явление. В качестве объекта исследования мы взяли клещей рода *Dermacentor* (Ixodidae). На спинной стороне их щитка можно видеть более или менее сильно развитые пятна белого цвета, размеры которых очень легко учесть. Кроме того, имеются более или менее точные данные о распространении этих клещей в Советском Союзе и в Северной Америке. Для некоторых видов изучена и внутривидовая изменчивость.

На юге Советского Союза встречаются два морфологически близкие друг к другу вида клещей рода *Dermacentor*: *D. marginatus* Sulz. и *D. daghestanicus* Olen., которые по размерам

годовых осадков, нежели Аризона, менее покрыт светлым узором, в частности, последний отсутствует на вершинах члеников ног, а темные пятна в латеральных областях щитка имеют тенденцию к слиянию.

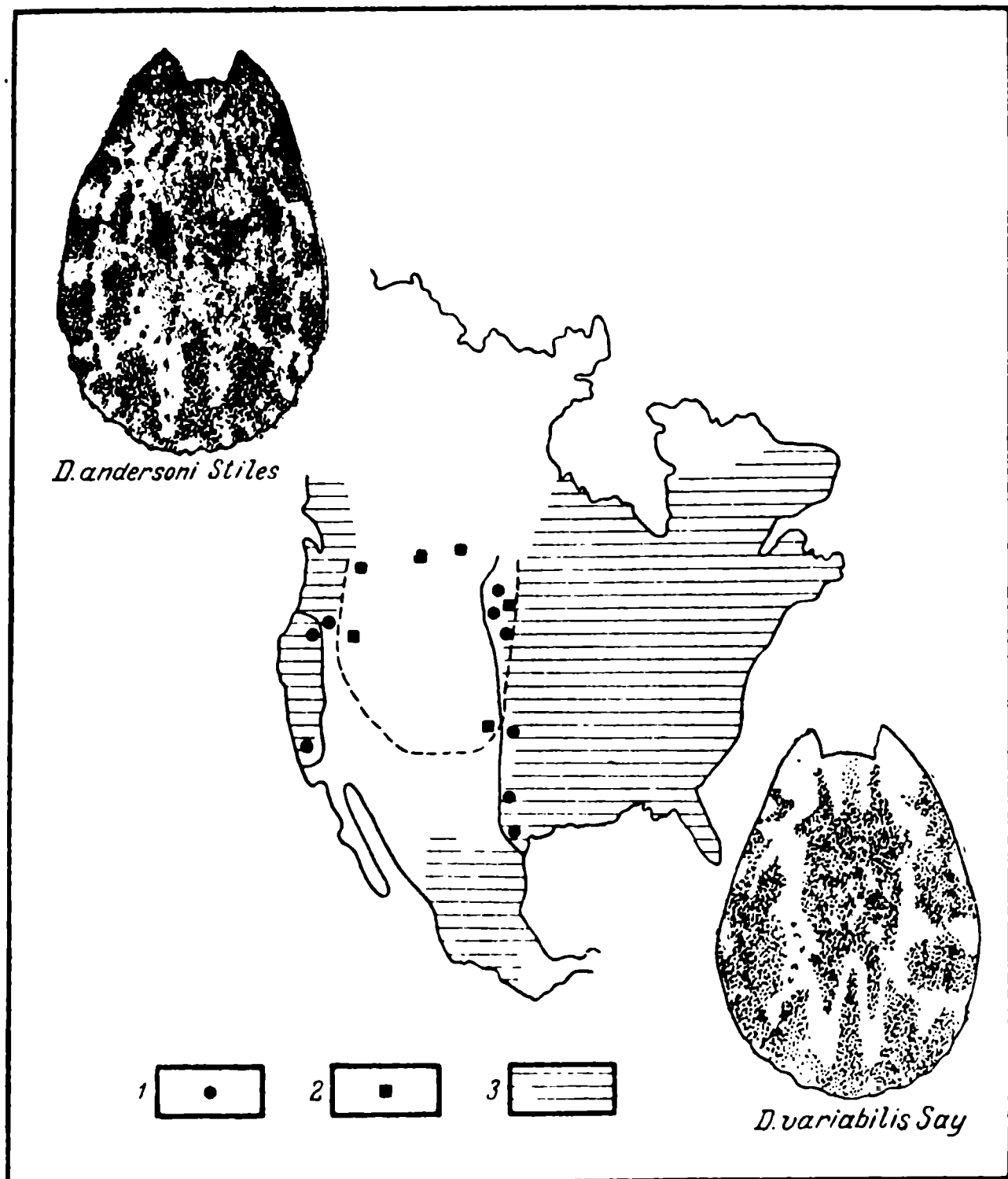


Рис. 2. Распространение клещей *Dermacentor andersoni* Stiles и *D. variabilis* Say:

1 — граница распространения *D. variabilis*; 2 — граница распространения *D. andersoni*; 3 — области с годовыми осадками более 50 см

D. albipictus представлен в США, кроме типичной формы, более темной f. *nigrolineatus*, встречающейся в небольших количествах во многих штатах, но гораздо чаще она регистрируется в юго-восточных штатах, с большим количеством годовых осадков. Типичная форма, наиболее многочисленная — в районах, где годовых осадков менее 500 мм (рис. 3).

Приведенные факты позволяют признать существование указанной выше связи между интенсивностью окраски клещей и количеством осадков. При этом обычно различно окрашенные

формы являются викарирующими. Тот факт, что иногда наблюдается некоторое наложение ареалов, объясняется, видимо, тем, что, во-первых, взрослые клещи *Dermacentor* всегда связаны с копытными. Поэтому не исключен занос клещей этими

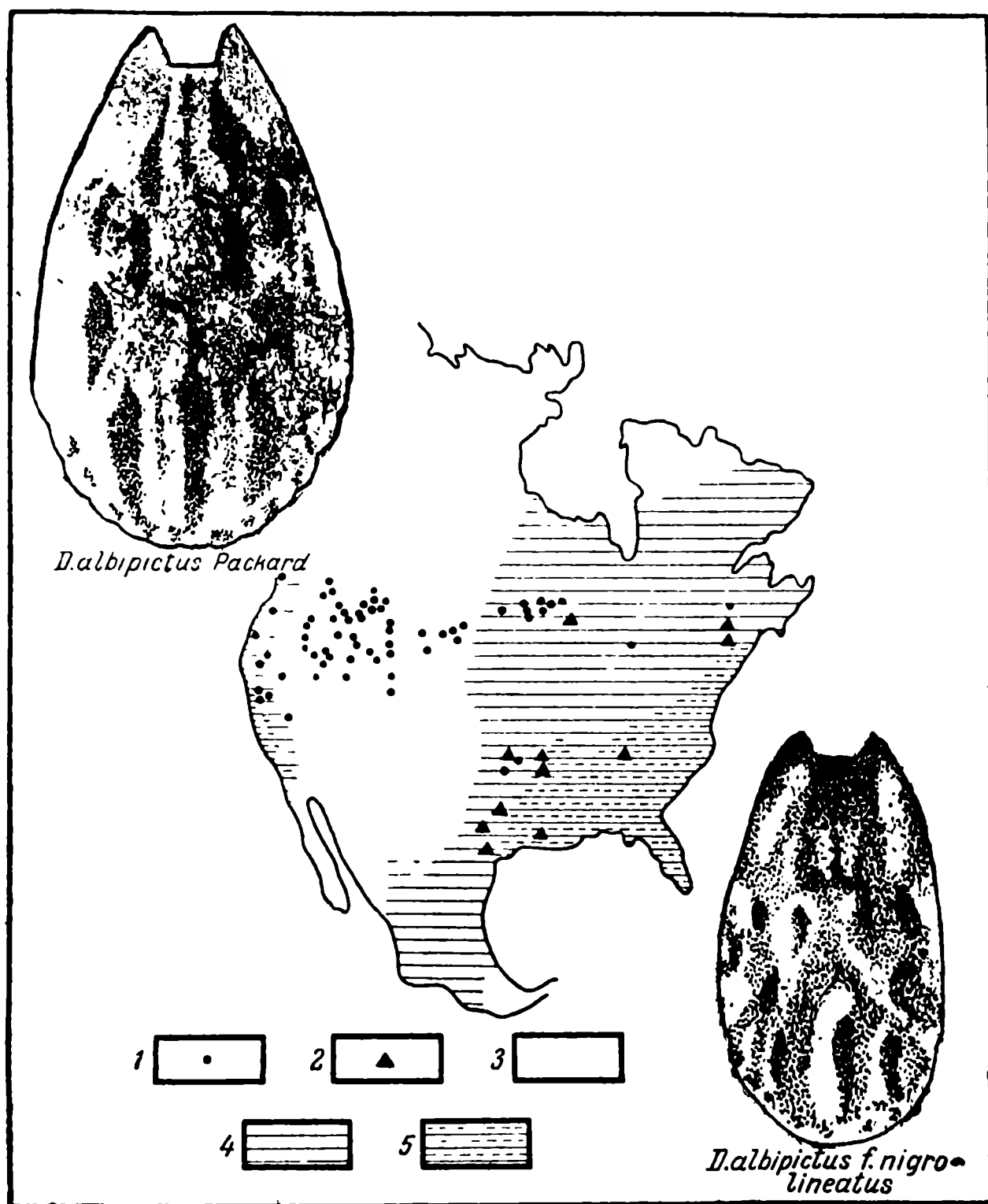


Рис. 3. Распространение клещей *Dermacentor albipictus* Packard и *Dermacentor albipictus* f. *nigrolineatus*:

1 — места нахождения *D. albipictus*; 2 — места нахождения *D. albipictus* f. *nigrolineatus*; 3 — область с годовыми осадками менее 50 см; 4 — область с годовыми осадками от 50 до 100 см; 5 — область с годовыми осадками более 100 см

животными за границы нормального распространения вида. Во-вторых, ширина наложения ареалов может быть довольно значительной, когда изогии проходят на большом расстоянии друг от друга. Понятно, что большое значение будут иметь микроклиматы тех мест, где проходят свое развитие незрелые стадии клещей, и границы ареалов не будут резко отграничены.

ЛИТЕРАТУРА

- Добрынин Б. Ф. 1941. Физическая география СССР.
- Померанцев Б. И. 1946. Клеши (сем. Ixodidae) СССР и сопредельных стран.
- Померанцев Б. И. и Матикашвили Н. В. при участии Лотоцкого Б. В. 1940. Эколого-фаунистический очерк клещей Ixodidae (Acarina) Закавказья. Паразитол. сб., т. VII, М.—Л.
- Серебровский П. В. 1925. Роль климата в эволюции птиц. Бюлл. МОИП, отд. бисл., т. 34, вып., посвящ. М. А. Мензбиру.
- Cooley. 1938. The genera *Dermacentor* and *Otocentor* (Ixodidae) in the United States, with studies in variation.
-

НИЖНЯЯ И ВЕРХНЯЯ СМЕРТЕЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА ПОСТЕЛЬНОГО КЛОПА (*CIMEX LECTULARIUS* L.)

Н. Ю. Соколова

Знание пределов, которыми ограничивается жизненная температурная зона пойкилотермных животных и, в частности, насекомых, представляет двоякий интерес. С одной стороны, оно дает возможность предвидеть гибель интересующего нас животного при колебании условий его природного местообитания, с другой, если животное может быть помещено за пределы этой зоны, знание температурных границ выживаемости его практически важно для применения низких и высоких температур в качестве одного из физических методов истребления.

Несмотря на широкую встречаемость постельного клопа, точное знание его биологии в связи с условиями существования страдает очень существенными пробелами. Вопросами гибели постельного клопа в низких температурах почти никто не занимался. В специальной литературе имеются лишь скудные и отрывочные данные. Так, например, в большом руководстве по дезинсекции Я. Л. Окуневский (1936) мельком упоминает, что температура -10° клопов не убивает, а при температуре -17° клоп может прожить около 24 часов. По А. Бекоту (Bacot, 1914), яйца клопа, пробыв при $0-2^{\circ}$ в течение 8 дней, погибают полностью. О верхней температурной границе жизни постельного клопа и его яиц имеются лишь случайные указания отдельных авторов. Так, в монографии Газе (Hase, 1917) указывается, что температура $40-45^{\circ}$ убивает клопов всех стадий и их яйца при экспозиции в 24 часа. По данным А. Бекота, при температуре 45° яйца постельного клопа не развиваются.

ОПЫТЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ВЫМИРАНИЯ ПОСТЕЛЬНОГО КЛОПА ПОД ВЛИЯНИЕМ МОРОЗА

Опыты проводились со взрослыми клопами, личиночными стадиями и яйцами. Взрослые клопы содержались в термостате при температуре $23-25^{\circ}$ и около 80% влажности. Личинки

были выведены из яиц, отложенных одной из групп собранных клопов. Взрослые клопы получали в пищу человеческую кровь не менее одного раза в пять дней, личинки же чаще, так как известно, что для превращения личинок в последующую стадию требуется по крайней мере одно принятие пищи до полного насыщения, а на первых стадиях развития для этих же целей требуется даже две кормежки.

Из-за того что смертность клопов в опыте можно частично отнести к естественной смерти от старения, нами кроме «дикого» материала, не имевшего возрастной характеристики, были испытаны клопы с точно известным возрастом, они выводились из яиц в термостате. Опыты с низкими температурами проводились в камерах Холодильного института с температурами в среднем -32 , -18 , -10 , -7° . В ходе опыта случались отклонения на $1-2^{\circ}$.

Клопы и яйца (в каждом опыте было по 10 насекомых) помещались в пробирки высотой в 6 см и диаметром $1-2$ см с ватными пробками и в бумажных пакетах с прорезями ставились в камеру с нужной температурой.

В краткосрочных опытах (с температурами -32°) стаканчики ставились в камеру заблаговременно для предварительного их охлаждения. После чего насекомые быстро высыпались из пробирок в стаканчики. По окончании опыта клопы и яйца извлекались из камеры и выдерживались при комнатной температуре в течение 6 часов, а затем переносились в термостат, где поддерживалась постоянная температура в 25° . Оценка гибели личинок и взрослых проводилась через 24 часа после окончания опыта. Кроме того, практиковалась последующая проверка через 3, 11—16 и через 20 суток. Яйца просмотрены были также еще и через 2 месяца. В контрольном опыте яйца, личинки и взрослые клопы содержались в термостате при обычной температуре в $+25^{\circ}$.

Всего было испытано 570 взрослых клопов, 2294 личинки всех стадий и 290 яиц.

В результате можно считать установленным, что температура -7 и -10° не вызывает гибели постельного клопа во всех стадиях его развития, даже при экспозиции в 5 суток. Температура -18° , действию которой подвергались клопы не менее 3 часов, оказывалась губительной для всех стадий, кроме первой. Особи первого возраста отмирали лишь при увеличении экспозиции до 24 часов. Осмотр насекомых, подвергавшихся воздействию мороза, через 24 часа показал, что личинки первого возраста, находившиеся при температурах -18° в течение 12 часов, пребывали некоторое время в состоянии оцепенения, оживая только через трое суток. Температура -32° даже при небольших экспозициях (15 минут) оказалась

смертельной для всех подвижных стадий постельного клопа, а также и для яиц. Яйца оказались менее стойкими, чем подвижные стадии. При температуре -7 и -10° и экспозиции до 5 суток яйца дали очень высокий процент гибели. Двухчасовая экспозиция при температуре -18° для яиц губительна, тогда как личинки первого возраста гибнут полностью от воздействия той же температуры лишь при суточной экспозиции.

При сопоставлении воздействия низких температур на различные стадии развития постельного клопа можно сделать следующие выводы:

1. Взрослые клопы различного возрастного состава, собранные в жилых постройках, оказались менее стойкими, чем недавно перелинявшие взрослые клопы, выведенные из личинок в термостате. Самки оказались менее стойкими, чем самцы.

2. Самыми стойкими к низким температурам оказались личинки первого возраста. Это противоречит сведениям А. Газе (Hase, 1917), утверждающего, что личинки первого возраста, еще не напившиеся крови, наиболее чувствительны к низким температурам.

3. Яйца менее стойки, чем подвижные стадии.

4. Голодные клопы более стойки, чем клопы, накормленные в день опыта.

Интересно отметить последствие низких температур, своего рода послехолодовое оцепенение, длящееся около трех суток. Так, например, взятые из температуры -18° личинки первого возраста, голодные, просмотренные через сутки, оказались на 100% неподвижными, а через трое суток после пребывания их в температуре $+25^{\circ}$ количество неподвижных снизилось до 87,5%; личинки первого возраста, накормленные накануне опыта, через сутки были также неподвижными, а через трое суток количество неподвижных сократилось до 72,7% и т. д. Длительное последствие холода описано и у других насекомых, например, Г. И. Нецким (1942) для яиц *Anopheles*

Т а б л и ц а 1

Время, необходимое для 100%-ной гибели клопов и их яиц при низких температурах ¹

Температура в градусах	Наступление гибели (в часах)	
	личинок и взрослых клопов	
— 32	0,5	0,5
— 30	0,5	0,5
— 28	0,5	0,5
— 26	1,3	0,5
— 24	2,0	0,5
— 22	3,5	1,0
— 20	25,1	1,5
— 18	70,1	4,0
— 16	178,0	10,0
— 14	441,0	28,2
— 12	1000,0	79,4

¹ Число часов прочтено на прямых, интерполирующих результаты отдельных опытов (рис. 1, А).

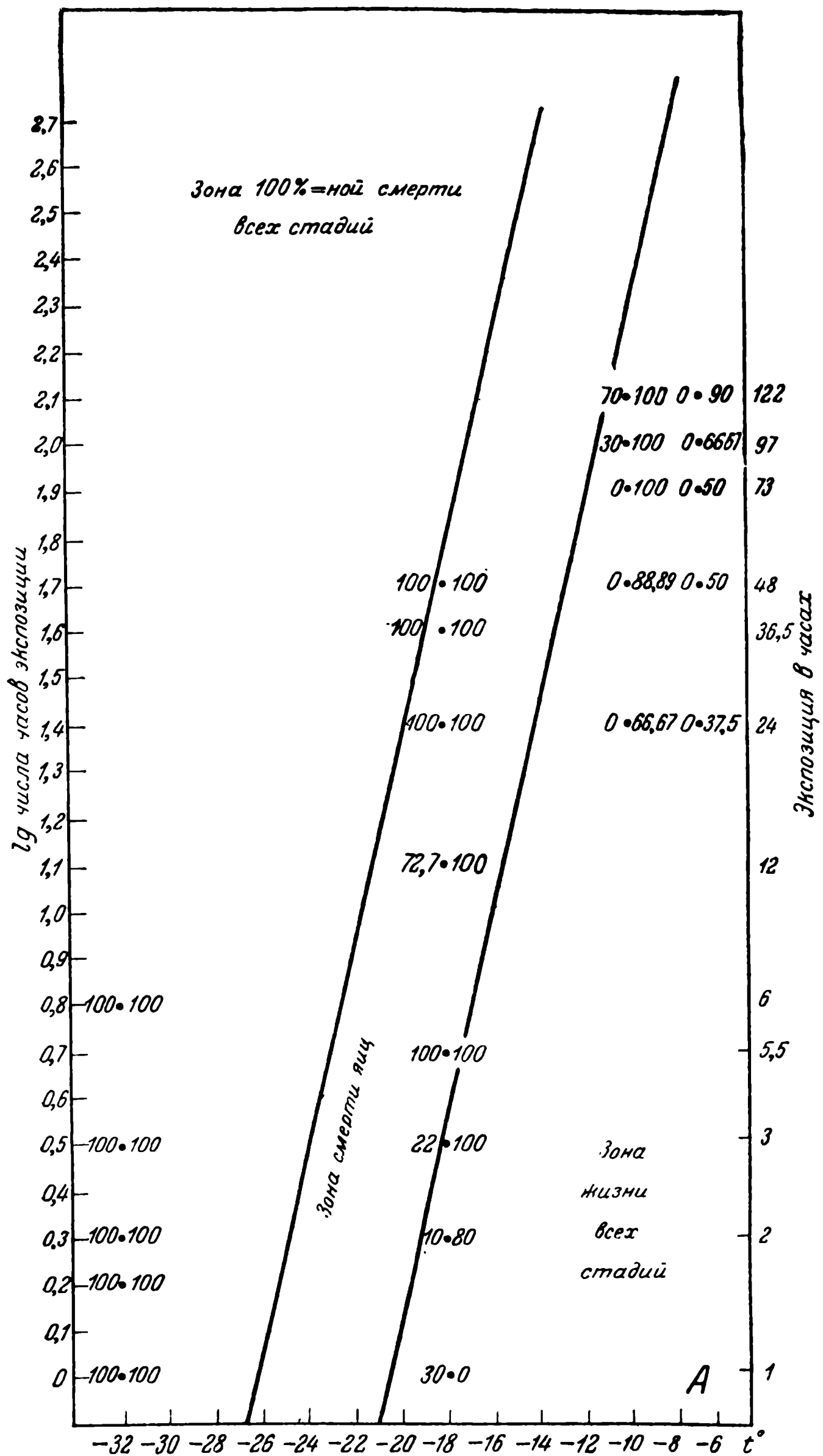
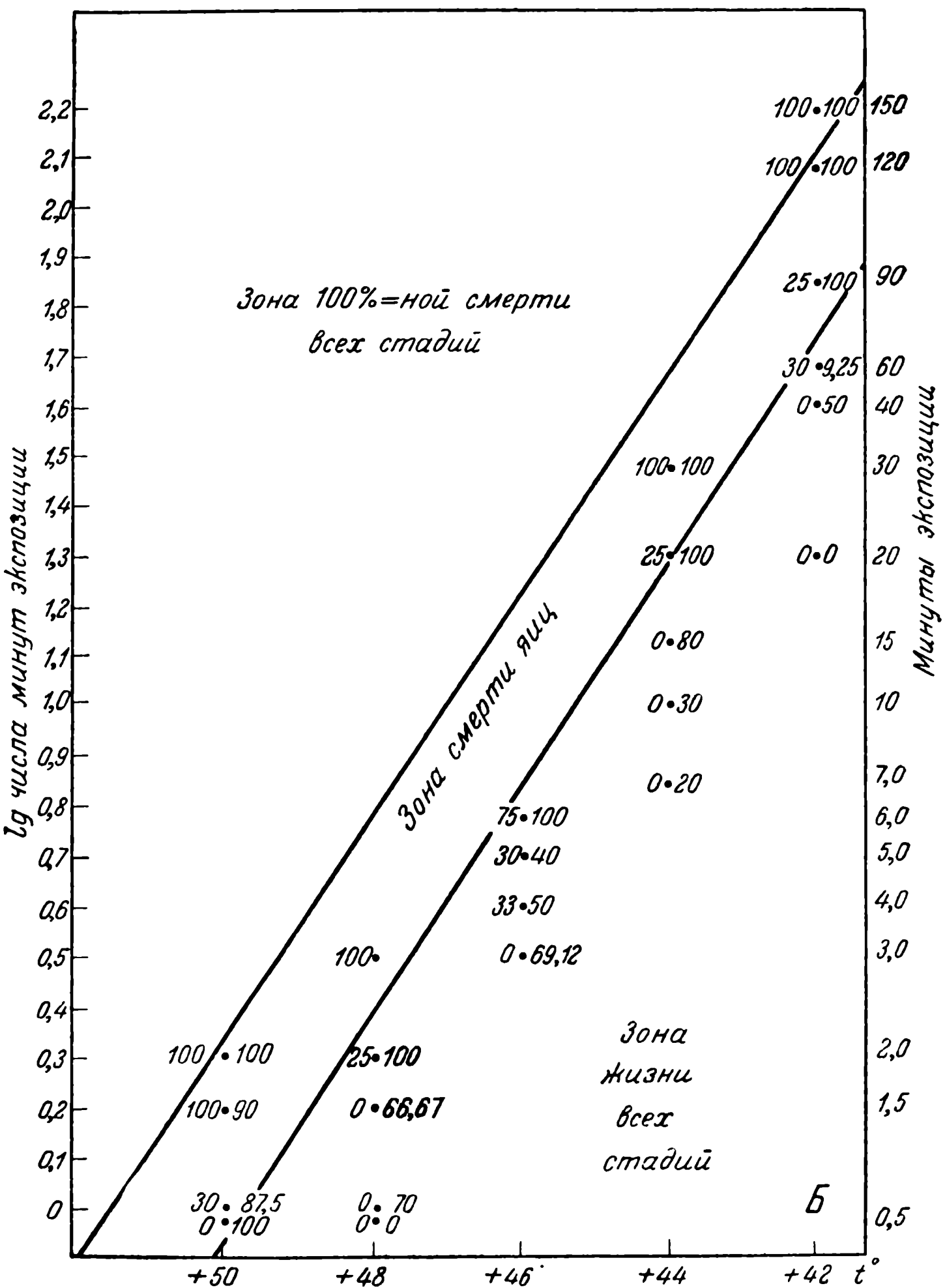


Рис. 1. Зависимость времени отмирания разных стадий постельного кло-
духа (при полном насыщении его водяными парами) (Б): справа

maculipennis. Чтобы выяснить вопрос о существовании экологических рас у постельного клопа, действию температуры -18° подвергались личинки первого возраста (голодные и накормленные), вылупившиеся из яиц, отложенных самками, привезенными с юга. Обнаружилось, что температура -18° смертельна для их личинок уже при 2-часовой экспозиции. По-видимому, южные клопы менее стойки к действию низких



па от низких температур воздуха (А) и от высоких температур воз-
от точек — процент гибели яиц; слева — процент гибели клопов

температур, чем клопы средней полосы. Однако имеющиеся в нашем распоряжении материалы все же недостаточны, чтобы говорить вполне определенно о существовании экологических рас у исследуемого вида.

Для выражения связи между температурой и временем отмирания надо рассмотреть рис. 1, где связь между температурой и логарифмом числа часов смертельной экспозиции выражается прямой, ближе всего проходящей к точкам 100%-ной гибели клопа. Влево от прямой будет находиться зона смерти, а в правой зона жизни. Граница зоны смерти яиц сдвинута вправо по сравнению с зоной смерти для подвижных стадий, что находит отражение и в данных таблицы.

Для выражения связи отмирания с временем экспозиции в виде формулы мы воспользовались уравнением: $d = \frac{D_0}{B^t}$ где d — время отмирания, D_0 — время гибели при температуре 0° (находим из графика), а B — некоторая константа, выражающая угол наклона прямой к оси абсцисс. Логарифмируя это уравнение, находим, что $B = 1,65$ для подвижных стадий и для яиц. Сопоставляя константу B , полученную для клопа, с константой B , которую получили В. В. Алпатов и О. К. Настюкова для вшей (1943) ¹ ($B = 0,832$ для яиц и $1,48$ для подвижных вшей), видим, что изменение чувствительности с падением температуры у клопов идет быстрее ². В то же время стойкость клопов гораздо выше, чем у вшей. Например, гибель всех стадий вшей (в том числе и яиц) при -18° происходит через 10 часов, а у клопов лишь через 70,1 часа. Таким образом, клоп значительно более стоек к низким температурам, чем вошь, что обусловлено различными условиями жизни, в которых живут данные эктопаразиты.

Табл. 1, составленная на основе интерполяционных кривых, дает возможность определить время, необходимое для получения полной гибели клопов и стадий их развития при разных температурах ниже 0° . Эта таблица может найти применение в дезинсекционной практике борьбы с клопами. Несмотря на обнаруженную высокую стойкость постельного клопа к низким температурам, в районах с большими морозами с клопами все же можно бороться вымораживанием помещений и заcloпленных вещей.

¹ Интереснее было бы, конечно, сопоставить отношение к низким температурам эктопаразитов, более близких по своей экологии, но, к сожалению, нам не удалось найти соответствующую литературу.

² В работе В. Алпатова и О. Настюковой (1943) в константе B не на месте стоит запятая, а потому константа показана в 10 раз большей, чем на самом деле.

ВЫЖИВАНИЕ ПОСТЕЛЬНОГО КЛОПА ПРИ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Опыты В. В. Алпатова и О. К. Настюковой (1943) с человеческой вошью показали, что жаростойкость меняется в связи с бóльшим или меньшим количеством водяных паров в воздухе. Наши опыты производились как в атмосфере, лишенной влаги, так и в атмосфере, насыщенной водяными парами.

Выживание постельного клопа в воздухе, насыщенном водяными парами. Материалом для опытов послужили личинки всех стадий постельного клопа, вылупившиеся из яиц в термостате, а также взрослые клопы и их яйца, собранные в жилых помещениях летом. Яйца испытывались на жаростойкость на двух стадиях эмбриогенеза: 1) сейчас же после откладки и 2) незадолго до вылупления личинок. Надо, однако, отметить, что в связи с частичным развитием эмбриона еще в теле матери идентичность стадии развития яиц в пределах каждой из серий опытов довольно условна.

Условия содержания постельного клопа до и после опытов были такими же, как и в экспериментах с низкими температурами. В водяной бане, нагретой до наружной температуры, размещались пробирки, на дне которых находилось 5 кружков влажной фильтровальной бумаги, покрытых сухими кружками. Пробирки были заткнуты пробкой с отверстием, в которое вставлялась стеклянная сквозная трубка, сверху также закрытая пробкой. Когда температура внутри пробирки достигала температуры водяной бани, туда помещались клопы. Время пребывания их в соответственной температуре отмечалось секундомером. В каждом опыте было взято по 10 клопов всех стадий и по 10 яиц. После эксперимента подопытные объекты содержались в термостате при 25°. Процент гибели учитывался через сутки, а способность яиц к развитию проверялась в течение месяца после опыта. Каждый опыт сопровождался контрольной проверкой. Работа производилась в мае и июне.

Температуры, воздействию которых подвергались постельные клопы, были 50, 48, 46, 44 и 42°. Общее число личинок и взрослых клопов, исследованных в эксперименте, — 922, число яиц — 400. В контрольных опытах — 40 личинок и взрослых клопов и 80 яиц.

Как следует из опытов, температура 50° в атмосфере, насыщенной водяными парами, убивает как клопов, так и яйца при экспозиции в 2 минуты; температура 48° смертельна для них при экспозиции в 3 минуты, 46° — при экспозиции в 7 минут, 44° — при экспозиции в 30 минут и 42° смертельна при экспозиции в 2 часа. Личинки первых стадий оказались более жаростойкими, чем личинки старшего возраста и взрослые клопы.

Применяя метод обработки данных по отмиранию, изложенный в разделе работы с низкими температурами, получаем логарифмическую кривую зависимости (см. рис.) между температурой и временем смертельной экспозиции для яиц (правая

прямая) и для клопов всех стадий (левая). Из этих данных видно, что как в опытах с низкими температурами, так и в опытах с высокими температурами яйца постельного клопа оказываются менее стойкими, чем подвижные стадии (различия в жаростойкости яиц ранних и поздних стадий эмбриогенеза не обнаружено).

Так же, как и в разделе опытов с низкими температурами, на основе интерполяционных кривых (рис. 1, Б) составлена табл. 2, показывающая смертельные экспозиции для всех стадий постельного клопа в пределах температур от 42 до 50°, что может иметь применение в дезинсекции.

Т а б л и ц а 2

**Время 100%-ной гибели яиц и клопов
при различных температурах в минутах**

Наступление гибели	Температура в градусах								
	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Яиц	53,7	31,6	19,5	11,5	6,8	4,0	2,4	1,4	0,5
Подвижных стадий	132	77,6	46,8	28,2	16,0	10,0	6,0	3,6	2,2

Жаростойкость постельного клопа в сухой атмосфере

Для опытов по жаростойкости постельного клопа в сухой атмосфере нами был использован тот же прибор, что и в опытах по жаростойкости клопа в атмосфере, насыщенной парами воды, только на дно пробирок, нагревавшихся в водяной бане, был на-

Т а б л и ц а 3
**Время (в мин.) гибели клопов
при воздействии высоких
температур в сухом воздухе**

Температура в градусах	Имаго	Личинки второй стадии
	4	4
	4	4
	8	8
44	35	30
42	90	90

насыпан хлористый кальций, предварительно хорошо высушенный. Поверх него было положено два кружка фильтровальной бумаги, плотно прилежавших к стенкам пробирок. Таким образом, избегалось соприкосновение подопытных клопов с солью, чем исключалась возможность ее токсического влияния. Пробирки перед опытами тщательно просушивались в сушильном шкафу. Этим устранялось всякое вероятие проникновения влаги внутрь пробирок и создавалась сухая атмосфера. Поскольку эксперименты производились зимой, то параллельно с опытами по воздействию высокой температуры в сухой атмосфере ставились контрольные опыты во влажной атмосфере. Благодаря этому избегались возможные неточности, связанные с сезонными явлениями. Всего в опытах было использовано 374 взрослых клопа, 440 личинок второй стадии и 100 яиц.

В табл. 3 сведены данные по смертельным экспозициям в атмосфере, лишенной влаги.

Как видно из полученных результатов, жаростойкости половозрелых клопов и личинок второй стадии в сухой атмосфере одинаковы, за исключением температуры $+44^{\circ}$, где смертельными оказались экспозиции в 35 минут для половозрелых клопов и 30 минут для личинок (расхождение это было, повидимому, случайным). Различия в жаростойкости в зависимости от стадии развития клопа в насыщенной влагой атмосфере и отсутствие таковых в атмосфере, лишенной водяных паров, видимо, объясняются следующим обстоятельством. Во влажной атмосфере охлаждение посредством испарения воды из тела сильно затрудняется (хотя и не прекращается). Есть указание Джонсона (1940) о том, что скорость потери воды клопами обратно пропорциональна насыщению воздуха водяными парами. К сожалению, Джонсон работал над влиянием температур, значительно более низких (в пределах от 8 до 37° при $0-90\%$ относительной влажности), но вполне вероятно, что зависимость между этими двумя факторами существует и в более высоких температурах. В атмосфере, близкой к насыщению, особенно сильно, видимо, затрудняется терморегуляция посредством вентиляции через дыхательный аппарат — стигмы (вентиляционная терморегуляция), из-за осаднения капелек воды на отверстиях дыхалец, и преобладает терморегуляция через покровы тела. Соответственно с этим в высоких температурах в атмосфере, близкой к насыщению, более жаростойкими оказываются личинки первых стадий с тонкими покровами тела.

В сухой атмосфере нет препятствий не только для диффузной терморегуляции, т. е. через покровы тела, но и для регуляции тепла при помощи дыхательного аппарата; действие обоих типов регуляции уравнивается, а следовательно, выравниваются и жаростойкости подвижных стадий. У молодых же личинок продолжается испарение и через покровы тела. Как личинки, так и имаго погибают, вероятно, от потери воды, жизненно им необходимой, и перегрева тела. Это предположение хорошо подтверждается сравнением жаростойкости в сухой и насыщенной парами воды атмосфере в зависимости от температуры и экспозиции. По мере понижения температуры и увеличения времени пребывания в ней происходит постепенное уменьшение различий в жаростойкости во влажной и сухой атмосфере, их уравнивание и, наконец, в самой низкой из испытанных температур $+42^{\circ}$ при длительных экспозициях наблюдается даже меньшая жаростойкость в сухой атмосфере по сравнению с влажной (табл. 4).

Анализируя полученные отношения, можно сказать, что при кратковременных экспозициях способность противостоять жаре в высокой температуре и сухой атмосфере выше, чем в этой

же температуре, но в воздухе, близком к насыщению влагой. При некотором же снижении температуры и соответственном увеличении экспозиции слишком быстрое испарение приводит к сокращению жизнеспособности, вследствие чего в наимень-

Т а б л и ц а 4

Экспозиции (в мин.), смертельные для взрослых клопов в сухой и влажной атмосферах, и их соотношение

Температура в градусах	Во влажной атмосфере	В сухой атмосфере	Отношение экспозиций в сухой и влажной атмосферах
50	1,5	4	2,67
48	3	4	1,33
46	7	8	1,14
44	30	30	1,0
42	120	90	0,75

шей из испытанных температур $+42^{\circ}$ во влажной атмосфере, где испарение значительно меньше, клопы оказываются более жаростойкими, чем в температуре $+42^{\circ}$, но в сухой атмосфере. Взвешивание показало, что в среднем один взрослый клоп, накормленный в день опыта, в сухой атмосфере при температуре 50° за 4 минуты теряет в весе 0,2 мг, т. е. поскольку 4 минуты являются уже смертельной экспозицией, то надо считать, что такая потеря влаги губительна для клопа; последнее совпадает с данными по смертельной потере веса во влажной атмосфере (или если вычислить в процентах к среднему весу тела клопа, то она составляет 3; в среднем вес одного клопа, без разделения полов, накормленного в день опыта, составляет 6,65 мг). В температуре $+42^{\circ}$ и в сухой атмосфере получена еще более высокая цифра потери веса, равная 1 мг, правда, для экспозиции, заведомо смертельной, равной 2,5 часам (100%-ная гибель происходит в этой температуре уже через 1,5 часа). Поэтому здесь происходило испарение воды у мертвого насекомого, составившее примерно 8,5% веса живого тела (и у накормленных в день опыта, и у голодных клопов). Впрочем, возможно, что клопы, накормленные в день опыта, испаряют без ущерба для их жизни больше воды, чем клопы, накормленные накануне.

Как видно из сравнения жаростойкости во влажной атмосфере зимой и летом больших различий не наблюдается: как в тех, так и в других экспериментах смертельными для всех стадий оказались: в температуре $+50^{\circ}$ от 1 до 1,5 минуты, в температуре 48° — 3 минуты, в температуре $+46^{\circ}$ — 6—7 минут. в температуре 44° — 20 минут, а в температуре 42° — 120 ми-

нут. Имеются лишь некоторые отклонения в жаростойкости личиночной и половозрелой стадий, что могло произойти из-за не абсолютно точно одинаковых условий опыта или из-за неравноценности экспериментального материала.

Как в опытах в атмосфере, близкой к насыщению водяными парами, так и в сухой атмосфере жаростойкость самок оказалась несколько меньшей, чем жаростойкость самцов. Из 79 самок, испытанных на жаростойкость, мертвыми после опытов оказалось 60 особей, что составляет 76% от всего числа подопытных самок. Из 100 самцов в результате экспериментов на жаростойкость оказалось мертвыми 72 особи. Следовательно, разница в процентах гибели самок и самцов равна 4 и почти одинакова с разницей в процентах гибели обоих полов во влажной атмосфере (4,55).

Помимо подвижных стадий постельного клопа воздействию высоких температур в атмосфере лишенной влаги, подвергались его яйца. Всего в опытах было использовано 320 яиц. При отборе экспериментального материала, производившегося с помощью лупы, брались яйца ранних стадий с несформировавшимся еще эмбрионом. Данные сведены в табл. 5.

Т а б л и ц а 5

Экспозиции, смертельные для яиц клопов, при высоких температурах в сухом воздухе

Температура в градусах .	50	48	46	44	42
Экспозиция в минутах .	4	4	7	18—20	150

Если эти результаты сопоставить с жаростойкостью в сухой атмосфере подвижных стадий, видно, что в высоких температурах (50, 48°) при коротких экспозициях промежуток времени, в течение которого происходит 100%-ная гибель, одинаков и для яиц, и для подвижных стадий постельного клопа; при 46° смертельные экспозиции для яиц несколько меньше, при 44° жаростойкость яиц еще меньше, а при 42° — значительно больше, чем жаростойкость подвижных стадий. Возможно, что это объясняется сравнительной плотностью оболочки яиц, довольно плохо пропускающей воду (хотя испарение все же происходит, так как в противном случае мы имели бы одинаковую жаростойкость во влажной и сухой атмосферах). Поэтому в температуре 44° при длительных экспозициях, но не настолько длительных, чтобы оказаться губительными, более стойкими к жаре благодаря терморегуляции путем испарения оказываются подвижные стадии, а не яйца, мало пропускающие воду. В температуре 42° длительное содержание в сухой атмосфере приводит к ускоренной потере

жизненно необходимого запаса воды подвижными стадиями, тогда как яйца благодаря малой проницаемости оболочек воду удерживают более долгое время и высыхают медленнее. Отсюда становится понятной большая жаростойкость яиц в этой температуре. Надо отметить, что смертность яиц в процентах к общему их числу больше, чем смертность подвижных стадий.

Контрольные опыты по жаростойкости яиц во влажной атмосфере, поставленные одновременно с опытами на жаростойкость яиц в сухой атмосфере, показали, что жаростойкость яиц не изменяется по временам года и примерно одинакова, лишь с некоторым небольшим уклоном в сторону большей жаростойкости в жаркое время года, хотя оно не настолько велико, чтобы служить критерием для оценки изменения жаростойкости в зависимости от сезона года.

Сравнивая жаростойкость яиц в сухой и влажной атмосферах, следует отметить, что в сухой атмосфере жаростойкость яиц больше, чем во влажной (особенно это наблюдается при температуре 42°). Повидимому, это явление объясняется (помимо того, что было указано для подвижных стадий) также и вредным влиянием влаги на оболочку яйца, вследствие чего, вероятно, самки постельного клопа избегают откладывать яйца во влажные места.

ВЫВОДЫ

1. Температуры -7 и -10° не являются смертельными для клопов всех возрастов, даже при экспозиции в 5 суток. Смертельные экспозиции для более низких температур показаны в табл. 1.

2. Более стойкими к низким температурам оказались личинки 1-го возраста по сравнению с другими стадиями, самцы по сравнению с самками, взрослые клопы, недавно перелинявшие и выведенные в термостате, по сравнению с клопами, собранными в жилых помещениях, голодные клопы по сравнению с клопами, накормленными в день опыта. Яйца менее стойки, чем клопы всех возрастов.

3. У клопов наблюдается последствие низких температур, заключающееся в том, что после действия мороза происходит подавление жизненных процессов, наступает состояние оцепенения, продолжающееся по крайней мере в течение трех суток.

4. Жаростойкость личинок и взрослых клопов в температурах 50° , 48° , 46° больше в сухой атмосфере, чем в атмосфере, насыщенной водяными парами. При температуре 44° жаростойкость в обоих случаях одинакова, а при температуре 42°

в сухой атмосфере оказывается меньшей, чем во влажной (смертельные экспозиции показаны в табл. 2 и 3).

5. В воздухе, насыщенном водяными парами, яйца оказываются менее стойкими, чем подвижные стадии, что, видимо, в основном объясняется вредным влиянием влаги на оболочку яйца. В сухой атмосфере это зависит от температуры: при температуре 50, 48, 46 и 44° жаростойкость яиц меньше, чем стойкость подвижных стадий. При температуре 42° жаростойкость яиц оказывается, наоборот, больше таковой подвижных стадий постельного клопа.

6. Жаростойкость яиц в сухой атмосфере больше, чем в атмосфере, насыщенной влагой (в отличие от яиц платяной вши).

7. Жаростойкость самцов больше, чем жаростойкость самок.

8. Широкая температурная амплитуда и, в частности, значительная морозоустойчивость постельного клопа хорошо соответствуют жизненной схеме гнездового паразита птиц умеренной зоны, подвергающегося отрицательным температурам в условиях покинутого на зиму гнезда. Это обстоятельство служит поддержкой тому взгляду, что постельный клоп перешел в жилище человека из гнезда птиц, быть может, голубей.

ЛИТЕРАТУРА

- Алпатов В. В. 1942. Человеческая вошь, ее развитие и выживаемость при различных температурах. Усп. совр. биол., т. XV, вып. 2, стр. 190—207.
- Алпатов В. В. и Настюкова О. К. 1942. Мороз как агент, убивающий платяных вшей (*Pediculus humanus vestimenti* de Geer) и их яйца. Бюлл. эксперим. биол. и мед., № 11—12, стр. 70.
- Алпатов В. В. и Настюкова О. К. 1943. Жаростойкость платяных вшей и их яиц в связи с содержанием водяных паров в атмосфере. Бюлл. эксп. биол. и мед., т. XV, вып. 4—5, стр. 58—60.
- Нецкий Г. И. 1942. Влияние низких температур на развитие яиц *Anopheles marulipennis messeae* Fall. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 5, стр. 24—29.
- Окуневский Я. Л. 1936. Практическое руководство по дезинсекции, IV. Биомедгиз.
- Basot A. 1914. The influence of temperature, submersion and burial on the survival of eggs and larvae of *Cimex lectularius* L. Bull. Entomol. res., 5, p. 111—117.
- Hase A. 1917. Die Bettwanze, ihr Leben und ihre Bekämpfung.
- Johnson C. G. 1940. Development, hatching and mortality of the eggs of *Cimex lectularius* L. in relation to climate with observations on the effects of pre-conditioning to temperature. Parasitology, v. 32, No. 2, p. 127—173.
-

БЛОХИ (ARHANIPTERA) БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ
(С замечаниями о географии блох лесной зоны
Северной Европы)

И. Г. Иофф

Во время зоологических экспедиционных работ С. С. Фолитарека, Г. В. Квитницкой, Т. Б. Саблиной и их сотрудников в Беловежской Пуще (1945—1948 гг.) ими производились регулярные сборы эктопаразитов и в том числе сборы блох с грызунов и других животных, подвергавшихся обследованию. Собранные Arhaniptera передавались для определения в Ставропольскую лабораторию по изучению кровососущих насекомых (заведующий проф. И. Г. Иофф), куда в эти же годы поступили и некоторые другие сборы, произведенные в Беловежской Пуще студентами Московского университета учениками проф. А. Н. Формозова — Е. Б. Климик и С. А. Крассовой. Кроме того, от Н. Ф. Дарской нами получены сведения о небольшом сборе паразитов птиц, произведенном Д. И. Бибиковым. Общая сводка всего доступного материала по Arhaniptera из Беловежской Пущи, приведенная в табл. 1 и 2, включает сведения о 2566 экземплярах блох, собранных при осмотре более чем 3445 животных. Обследованием охвачено 24 вида животных, причем основные массовые виды грызунов — рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) и желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*) были обследованы довольно равномерно в течение всех сезонов.

Учитывая, что в литературе до сих пор не было никаких сведений о фауне блох Беловежской Пущи и вообще не опубликовано почти никаких сведений об этих насекомых из Белоруссии, настоящая сводка будет несомненно полезным добавлением к изучению фауны и зоогеографии Arhaniptera Советского Союза. Пользуясь этим случаем, мы попутно приводим и многие другие сведения о фауне лесных Arhaniptera Европы, собранные нами за многие годы работы.

Распределение блох между

Хозяин	Месяцы	Число объектов (хозяев) ¹	Число					
			Ceratophyllus			Leptopsylla		
			sciurorum	walkeri	turbidus	segnis	silvatica	bidentata
№ по списку (обзору) видов			4	5	6	10	11	12
<i>Arvicola terrestris</i>	V—IX	38	—	3	5	—	—	—
<i>Microtus arvalis</i>	I—IX	305	3	6	34	—	—	1
<i>M. oeconomus</i>	VI—IX	68	—	2	2	—	—	—
<i>M. agrestis</i>	VI—IX	65	—	6	3	—	—	—
<i>Clethrionomys glareolus</i>	I—X	989	3	3	131	—	1	177
<i>Apodemus flavicollis</i>	I—XI	1102	7	1	167	13	3	19
<i>A. agrarius</i> . .	VI—IX	10	—	—	—	—	—	—
<i>Mus musculus</i> .	I—VI	81	—	—	—	12	—	—
<i>Micromys minutus</i>	X	1	—	—	2	—	—	—
<i>Dyromys nitedula</i>	IV—IX	2	11	—	1	—	—	—
<i>Glis glis</i>	IX	1	8	—	—	—	—	—
<i>Sciurus vulgaris</i>	I—X	126	119	—	—	—	—	1
<i>Sicista betulina</i>	VI—IX	9	—	—	1	—	—	—
<i>Sorex</i> sp. . . .	I—X	605	—	2	4	—	—	2
<i>Neomys fodiens</i>	VIII	12	—	—	—	—	—	—
<i>N. anomalus</i>	VII	1	—	—	—	—	—	—
<i>Talpa europaea</i> . . .	VI—IX	20	—	—	—	—	—	—
<i>Erinaceus europaeus</i>	V	2	—	—	—	—	—	—
<i>Canis lupus</i>	VII	1	—	—	—	—	—	—
Человек	IV	1	—	—	—	—	—	—
Птицы .	IV—V	4	—	—	—	—	—	—
С травы	IV—IX	2	1	—	—	—	—	—
Итого .		3445	152	23	350	25	4	200
Из них самок			82	9	215	21	2	118
» самцов .			70	14	135	4	2	82
Летние сборы (абс.)	IV—IX	более 2500	118	19	262	16	1	61
» » (в ‰)			7,0	1,1	15,3	1,0	0,06	3,5
Осенние сборы (абс.)	IX—XI	» 500	14	4	84	2	3	131
» » (в ‰)			2,1	0,5	12,8	0,3	0,4	20,0
Зимние сборы (абс.) .	I—III	300	20	—	4	7	—	8
» » (в ‰)			9,3	—	1,8	3,2	—	3,7

¹ Число объектов (хозяев) учтено не во всех сборах и потому приводит
++ № 1, 2, 3, 7, 8, 9, 14, 17.

хозяевами и по сезонам

блoх										Всего	
<i>Palaeopsylla</i>		<i>Dor. topsylla dasyncnemus</i>	<i>Ctenophthalmus</i>			<i>Rhadinopsylla casta</i>	<i>Hystrihop-sylla talpae</i>	другие виды блoх		число блoх	число видов блoх
<i>similis</i>	<i>sorecis</i>		<i>agyrtes</i>	<i>uncinatus</i>	<i>assimilis</i>			число блoх	№ по списку		
13	15	16	19	20	21	22	23				
—	3	3	32	8	1	—	1	—	—	56	8
—	1	1	57	18	21	1	8	1	9	152	12
—	—	—	15	6	—	—	1	—	—	26	5
—	—	2	3	2	—	—	—	—	—	16	5
—	3	7	199	198	1	91	35	—	—	849	12
—	3	4	584	70	4	27	27	6+1+2	7, 14, 18	938	16
—	—	—	—	2	—	—	1	—	—	3	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	1
—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	3	2
—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	13	3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	1
—	—	—	3	5	—	—	—	67	3	195	5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
8	88	84	25	8	—	1	7	—	—	230	10
—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	5	2
—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1
28	1	—	1	—	1	—	1	2	17	34	6
—	—	—	—	—	—	—	—	7	2	7	1
—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	4	1
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1
—	—	—	—	—	—	—	—	3+7	8, 9	10	2
—	—	—	—	—	—	—	—	1	9	2	2
36	104	102	921	317	28	120	81	102		2566	
22	51	51	513	184	13	69	43	—	—	—	
14	53	51	408	133	15	51	38	—	—	—	
28	77	86	659	244	27	25	40	33	++	1696	
1,5	4,5	5,0	39,0	14,3	1,6	1,5	2,3	1,9	—	—	
—	27	14	205	68	1	36	38	27	3, 7, 18	654	
—	4,1	2,1	31,3	10,3	0,1	3,5	5,8	4,1	—	—	
8	—	2	57	5	—	59	3	42	3	215	
3,7	—	0,9	26,5	2,3	—	27,4	1,3	19,5	—	—	

ые цифры ниже действительных.

Цифровые данные об имеющемся материале по отдельным видам блох из Беловежской Пуши, приведенные в табл. 1 и 2, могут служить и для их экологической характеристики, так как внимательное рассмотрение этих цифр позволяет выявить все основные закономерности распределения элементов данной фауны между хозяевами. Приведение индексов обилия и встречаемости и других наглядных показателей потребовало бы гораздо более сложных таблиц, а по существу не изменило бы картины, так как в вопросах распределения фауны блох приходится опираться лишь на очень значительные, вполне очевидные, различия, обычно заметные и по абсолютным цифрам. Менее выраженные различия в показателях слишком часто зависят от случайностей распределения, свойственных этим подвижным эктопаразитам, специфическая привязанность которых к определенным хозяевам надежно устанавливается лишь при резко выраженных признаках ее наличия.

Т а б л и ц а 2

Блохи летучих мышей, собранных в июле

Хозяин	Число объек- тов (хозяев)	Число блох			всего
		<i>Ischnopsyllus</i>			
		<i>elonga- tus</i>	<i>interme- dius</i>	<i>obscu- rus</i>	
№ по списку видов		24	25	26	
<i>Nyctalus noctula</i>	2	2	—	—	2
<i>Vespertilio murinus</i>	6	1	3	4	8
Из них самок		2	3	4	9
самцов		1	—		1

По этому поводу можно также отметить, что виды блох, встречающиеся на нескольких хозяевах — обитателях определенной станции (блохи мелких степных грызунов, мелких лесных млекопитающих и т. п.), которых можно было бы назвать «полизойными» или «полигостальными» паразитами (в противоположность стенозойным или монозойным), могут проявлять в разных местах преимущественную «привязанность» к разным хозяевам, в зависимости от обилия последних. Наиболее распространенный в данной местности вид грызуна оказывается «излюбленным» хозяином такого паразита. Например, *Ceratophyllus turbidus* бывает более обильным то на лесных мышах, то на полевках рода *Pitymys* — *Stenophthalmus orientalis*, то на сусликах, то на хомяках, то на полевках и т. п. Учетные данные в таких случаях могут обманывать исследователя, указывая на «специфичность», которой в действительности нет. Сравнительный материал из разных мест легко вскрывает такие ошибки.

Что касается распределения видов блох по сезонам года, то в нижней части табл. 1 приведены суммарные данные, показывающие, что некоторые виды обнаружили явную приуроченность к определенному сезону (при сборах, проводимых на тех же видах хозяев). Так, в осенних сборах (сентябрь — ноябрь) наблюдалось резкое нарастание численности блохи лесных полевок *Leptopsylla bidentata*, а в осенних и зимних — блохи гнезд мелких млекопитающих *Rhadinopsylla casta*. Это, несомненно, виды, максимум обилия которых приурочен к холодному времени года. Привлекает к себе внимание также полное исчезновение в зимних сборах специфической блохи землероек *Palaeopsylla sorecis* и почти полное исчезновение другого паразита землероек *Doratopsylla dasyncnemus*. И дело, повидимому, не только в том, что землеройка ловилась зимой в недостаточном количестве. Например, с 22 января по 7 марта 1946 г. в разных участках хвойного и лиственного леса было обследовано 40 землероек трех видов (*Sorex araneus*, *S. minutus*, *S. macrorygmaeus*), с которых снято 19 блох, в том числе 7 кротовых блох *Palaeopsylla similis*, а из специфических паразитов землероек за это время встретились только 2 экземпляра *Doratopsylla dasyncnemus*. Зимнее снижение численности сборов дают и другие виды — *Ceratophyllus turbidus*, *Ctenophthalmus uncinatus*, *C. agyrtes*, но оно, вероятно, не выходит из пределов общего зимнего снижения активности блох.

Распределение видов блох по станциям не отражено в наших таблицах, так как имеющиеся данные по распределению сборов в широколиственном лесу (груд) и в хвойных участках не обнаруживают существенной разницы в видовом составе блох, кроме некоторой количественной разницы, зависящей от распределения их хозяев. Так, бóльшая численность лесных мышей в широколиственном лесу приводит к увеличению встречаемости и обилия *Ctenophthalmus agyrtes* в этой станции. Наоборот, *Leptopsylla bidentata* вместе с *Clethrionomys* дали заметно больше сборов в хвойных лесах по сравнению с грудом. Интересно также отметить, что землеройки дали в некоторых случаях гораздо более обильные сборы блох в лиственном лесу, чем в хвойном; однако наблюдались и обратные факты, и нужен дальнейший материал для освещения этого вопроса.

Всего в Беловежской Пуще пока обнаружено 26 видов блох. В табл. 1 и 2 приведены детальные сведения о 17 видах, а об остальных 9 видах даны суммарные цифры в графе «другие виды», которая ниже расшифровывается в обзоре видов, где эти виды отмечены знаком «+» перед номером. Нет никакого сомнения в том, что фауна Arhaptēra данного района не исчерпывается списком из 26 названий. Например, домовые обитатели, а также паразиты птиц и хищных млекопитающих

почти не охвачены обследованием и можно с уверенностью сказать, что такие виды как *Ctenocephalides canis* и *C. felis*, несколько видов птичьих *Ceratophyllus*, представители родов *Chaetopsylla*, *Paraceras* обязательно еще будут здесь обнаружены.

Нами приводятся ниже (в тексте и в табл. 3) сведения о распространении многих видов лесных блох, основанные на данных нашей картотеки, включающей материалы, собранные многими лицами, изучавшими Арханіптера СССР. После обзора беловежских видов приводятся дополнительные сведения об этих материалах.

Список литературы мы не приводим, так как все упоминаемые работы имеются в существующих литературных справочниках по блохам.

ОБЗОР ВИДОВ АРХАНИПТЕРА БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

+1. *Pulex irritans* L. Этот паразит человека и хищников найден в Беловежской Пуще только на волке, но, конечно, встречается там, как и везде, на более разнообразных хозяевах.

+2. *Archaeopsylla erinacei* С. Паразит ежей Европы. В СССР известен из многих лесостепных местностей от Нижнего Поволжья, Закавказья, Одессы, Измаильской области на юге, до Подмосковья, Белоруссии, Латвии на севере.

+ 3. *Tarsopsylla octodecimdentata* Kol. Паразит белок Евразии, распространенный от многих стран Западной Европы до Тихого океана, в лесных местностях, причем в более южных районах этот вид живет преимущественно в горах. Встречается на белках в разные сезоны, но очень возможно, что осенью и зимой он более обилен (тогда как другой вид беличьих блох— *Ceratophyllus sciurorum*, повидимому, более обилен летом). Так, в Беловежской Пуще сборы по сезонам распределились следующим образом:

Сезон года	Обследовано белок	Собрано	
		<i>Tarsopsylla</i> 18-dentata	<i>Ceratophyllus</i> <i>sciurorum</i>
Летом	53	2	94
Осенью	8	23	5
Зимой .	65	42	20

4. *Ceratophyllus (Monopsyllus) sciurorum* Sch. Паразит белок, а также сонь и полчков (Myoxidae) Европы, распространенный у нас до Зауралья и Закавказья. В Сибирь проникает от Урала, повидимому, недалеко. В горах Средней Азии заме-

щен другим подвигом (*C. sciurorum asiaticus* I.). В Беловежской Пуще *C. sciurorum* встретился, кроме упомянутых хозяев, несколько раз еще и на других мелких грызунах (табл. 1).

5. *Ceratophyllus (Megabothris) walkeri* Roths. Паразит водяной крысы (*Arvicola terrestris*). В материале из Беловежской Пущи, где эти грызуны мало обследованы, он нам встретился в большем числе, но все же явно случайно, на других мелких лесных грызунах. Известен из многих мест от Англии и Франции до Закавказья, Западной Сибири, северных предгорий Алтая и в Кузнецком бассейне.

6. *Ceratophyllus (Megabothris) turbidus* R. Блоха мелких лесных грызунов, причем по статистическим показателям трудно решить, к кому из них она сильнее привязана — к лесным полевкам или мышам. Ее ареал занимает значительную часть Евразии от Англии и Голландии до Закавказья, Алтая и Западного Забайкалья включительно. В южных лесах, например, на Кавказе этот вид очень обычен, а на севере, например, в Костромской или Вологодской области встречается сравнительно редко, в сборах из Северного Зауралья (Кондосовинский заповедник) он совсем отсутствует.

+ 7. *Ceratophyllus (Nosopsyllus) fasciatus* B. Этот паразит крыс встретился в Беловежской Пуще случайно на лесных мышах (6 экземпляров). Факты перехода крысиных блох на лесных зверьков встречались нам нередко и в других местах. *C. fasciatus* известен из многих мест Евразии от Западной Европы до Тихого океана.

+ 8. *Ceratophyllus garei* Roths. Обитатель птичьих гнезд, устраиваемых во влажных местностях на земле или на кустах невысоко над землей. В Беловежской Пуще 7 блох этого вида найдены на двух вальдшнепах Д. И. Бибиковым и одна самка на траве. Кроме того, один самец пойман на *Microtus arvalis*.

+ 9. *Ceratophyllus gallinae* Schg. Обитатель птичьих (воробьиных, скворчиных и многих других) гнезд, устраиваемых под крышами, в дуплах и т. п., а также курятников. В Беловежской Пуще одна самка снята с обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*) и два самца с удода (*Upupa epops*).

10. *Leptopsylla segnis* Sch. Блоха домовых мышей многих стран. В качестве случайного паразита встречалась в Беловежской Пуще и на лесных мышах.

11. *Leptopsylla (Peromyscopsylla) silvatica* M. Сравнительно редко встречающаяся блоха мелких лесных млекопитающих (*Clethrionomys* и др.). В Западной Европе представлена другими подвидами: *L. s. spectabilis* R. в Англии¹, и *L. s.*

¹ Следует отметить, что в определительных таблицах Ю. Н. Вагнера (1930) на рис. 91 и стр. 147 указаны признаки *L. spectabilis*; у *L. silvatica* задний край дигитоида не вогнутый.

fallax R. в Южной Франции, Швейцарии и Югославии. Номинальная форма известна из Норвегии, Финляндии, Белоруссии, Калининской, Московской, Вологодской, Костромской, Молотовской областей, Зауралья (Кондососьва, Ханты-Мансийск), Западной Сибири (Томской и Кемеровской областей). Нигде еще не собрана в достаточном количестве, чтобы установить истинного хозяина. Встречалась как в летних, так и в осенних сборах. Повидимому, основные биотопы лежат за пределами обследованных местностей и объектов.

12. *Leptopsylla (Peromyscopsylla) bidentata* Kol. Этот вид (преимущественно осенний) обнаруживает явное предпочтение к паразитированию на лесных полевках рода *Clethrionomys*, но довольно нередко переходит и на других мелких грызунов леса. Известен из Франции, Швейцарии, Югославии, Германии, Норвегии, Белоруссии, Великолукской, Калининской, Московской, Вологодской, Костромской, Саратовской, Сталинградской, Молотовской, Свердловской областей, из Зауралья (Кондососьвинский заповедник) Северного Казахстана (Наурзум и Петропавловский район), из Томской области (с. Сурово), с Северного Кавказа (Теберда), с Тянь-Шаня и Алтая. Ближайшие родичи этого вида встречаются в Восточной Азии и Северной Америке.

13. *Palaeopsylla similis* Dampf. Паразит крота. Известен из Калининградской области (б. Восточная Пруссия), Польши (Люблинская губерния), Украины (Волынь, Шепетовка, Киев), Белоруссии, Ленинградской и Московской областей.

+ 14. *Palaeopsylla kohauti* Dampf. Тоже паразит крота, известный из Англии, Германии, Венгрии, Италии и у нас из Белоруссии, Украины (Киев), Ленинградской, Костромской областей, Чувашской, Татарской, Удмуртской и Башкирской АССР. В Беловежской Пуще встретился только один самец этого вида на случайном хозяине (*Arodemus flavicollis*). Причины редкости этого вида в Беловежской Пуще было бы интересно выяснить. В других районах своего распространения он встречался на кротах в большом количестве, причем имеются как летние, так и осенние сборы (май — ноябрь).

Выделение подвида *P. k. orientalis* Arg., 1941 (Башкирия) едва ли обосновано, так как восточные представители морфологически вполне сходны с западноевропейскими (номинальная форма *P. kohauti* была описана из Калининградской области). Что касается близкого вида *P. cisalpina* J. et R. (Швейцария), то он отличается не только по самцам, но даже более резко по самкам, и относить его к подвидам *kohauti* не следует. Форма, встречающаяся в Югославии и Венгрии, требует дополнительного изучения (см. также Jordan, 1932).

15. *Palaeopsylla sorecis* Dall. Паразит землероек: бурозубок (*Sorex*) и кутор (*Neomys*), иногда переходящий и на мел-

ких лесных грызунов. Номинальная западноевропейская форма и распространенный у нас подвид *P. s. starki* Wagn. очень близки между собой морфологически, различимы только по самцам (и то не во всех случаях); общий ареал этих двух форм занимает громадное пространство от Англии до Алтая и Западного Забайкалья. В СССР *P. s. starki* собраны в Латвии, Белоруссии, Киеве, Брянской, Московской, Калининской, Ленинградской, Вологодской, Костромской, Молотовской, Саратовской областях, Татарской, Башкирской, Удмуртской АССР, в ряде мест Западной Сибири (Кондососьва, Ханты-Мансийск, Юргинский район Кемеровской области, Новосибирская и Красноярская области) на Тянь-Шане, Алтае и в Западном Забайкалье. На Кавказе и в Предкавказье живет другой подвид: *P. s. gromovi* Arg., который отличается более резко и в свою очередь несколько варьирует в разных местах.

Сезон паразитирования *P. sorecis* требует изучения. В этом отношении интересные предположения высказаны Н. Ф. Дарской (1949), которая отметила, что в летнее время у самок этого вида почти не наблюдается созревания яиц; число «беременных» достигает всего 1,35—2,8%. Этот факт заставил указанного автора предполагать, что *P. sorecis* откладывают яйца осенью и зимой в зимовочных гнездах своих хозяев. Имеющиеся у нас сборы этого вида из многих районов относятся преимущественно к летнему и осеннему сезонам. В сборах О. И. Скалон в Кондососьвинском заповеднике *P. sorecis* встречался с 7 мая по 7 декабря. В сборах из Беловежской Пущи, как уже упоминалось во вступительной части работы, *P. sorecis* совершенно исчезли в зимнее время. Необходимо дальнейшее изучение интересных сезонных явлений в жизни этого вида.

16. *Doratopsylla dasyncnemus* Roths. Как и предыдущий вид, является паразитом землероек (*Sorex, Neomys*), лишь случайно переходящим на мелких лесных грызунов. Ареал этой блохи охватывает большинство лесных районов Европы и часть Западной Сибири (известен до Ханты-Мансийска). В большинстве случаев он встречался вместе с предыдущим видом, но интересно отметить следующие расхождения в пунктах их обнаружения:

	<i>Doratopsylla dasyncnemus</i>	<i>Palaeopsylla sorecis</i>	
Архангельск	+	—	Мало сборов
Кондососьвинский заповед- ник	—	+	Много сборов
Саратовская область	—	+	—
Киев	—	+	—
Восточная часть Западной Сибири, Алтай, Тянь- Шань	—	+	—

Если эти данные не будут опровергнуты при накоплении большего материала, то можно будет считать, что *D. dasycnemus* имеет ареал, значительно более ограниченный с востока, с севера и с юга, чем *Palaeopsylla sorectis*. Что касается Архангельска, то, вероятно, там будут найдены и *Palaeopsylla sorectis*.

Н. Ф. Дарская (1949) отмечает привязанность *D. dasycnemus* к лесным биотопам, в отличие от другой землероевой блохи *Palaeopsylla sorectis*, которая нередко выходит и за пределы леса.

На Кавказе и в горах Западной Европы живут другие виды *Doratomyia* (*D. dampfi* Arg. и *D. cuspis* Roths.).

У *D. dasycnemus* варьирует ширина дигитоида, причем в СССР чаще встречаются экземпляры с довольно узким дигитоидом. Из Финляндии описана по одному самцу форма с более широким дигитоидом, названная *D. fennica* Nordberg. Учитывая недостаточность этого материала и незначительность отличий, трудно было бы настаивать на видовой самостоятельности этой финской формы. До изучения большего материала следует считать *D. fennica* не более чем местной расой.

В отношении сезона паразитирования следует отметить, что большинство сборов *D. dasycnemus*, поступавших к нам, были летние, однако в небольшом числе этот вид попадался и зимой. Н. Ф. Дарская наблюдала, что созревание яиц у самок этого вида происходит в летнее время. Во многих сборах бросается в глаза также заметное преобладание числа самцов разбираемого вида над числом самок, или самцов бывает столько же, сколько самок. (Как известно, у блох обычно число самок преобладает.) Всего у нас в картотеке учтены 151 самка и 196 самцов *D. dasycnemus* (те же цифры для *Palaeopsylla sorectis*: 206 и 198). Голланд (Holland, 1949) справедливо указывает, что преобладание числа самцов может говорить о том, что сбор произведен в сезон интенсивного выплода блох, так как обычно самцы погибают скорее чем самки. Несомненно, что биология блох насекомых может представить интересный материал для детального изучения, тем более что землеройки начинают нередко привлекать к себе внимание эпидемиологов.

+ 17. *Ctenophthalmus bisoctodentata* Kol. Паразит крота, распространенный в Европе от Англии до Урала. В материале из Беловежской Пущи имеется лишь парочка представителей этого вида с крота.

+ 18. *Ctenophthalmus solutus* J. et R. Этот вид, известный с лесных мышей и полевых из Швейцарии, Италии (Лигурия), Польши (Люблинская губерния) и Закарпатской области, захватывает Белоруссию, повидимому, лишь краем своего ареала и весьма редок здесь. В Беловежской Пуще

собрано всего два самца с *Apodemus flavicollis* в сентябре 1945 г.

19. *Ctenophthalmus agyrtes* Hell. Паразит лесных мышей *Apodemus (Silvimus)*, легко приспосабливающийся к жизни на многих других видах лесных зверьков — полевках, землеройках и т. д. Наиболее обычный паразит мелких грызунов Беловежской Пуши. Встречается во все времена года. Известен у нас из большого числа местностей: Украины (Закарпатье, Киев, Чернобыль, Черниговщина), Белоруссии (Брестская, Минская, Полоцкая, Могилевская области), Латвии и Эстонии, Ленинградской, Калининской, Московской, Рязанской, Брянской, Курской, Саратовской областей, Чувашской и Татарской АССР. Следует подчеркнуть отсутствие этого вида в сборах из Харовского района Вологодской и из Костромской обл. К востоку от Волги он делается, видимо, все более редким. В Заволжье он встретился только в окрестностях Чистополя на Каме и Соликамска. Таким образом, *C. agyrtes* принадлежит к числу характерных европейских видов. На Кавказе он замещен родственным ему видом *C. proximus* W.

В Западной Европе *C. agyrtes* представлен многими географическими расами, изучению которых посвящены специальные работы Иордана, Вагнера, Пеуса и др. Подвид, распространенный в лесных районах Европейской части СССР, в свое время был определен Иорданом, Ротшильдом и Вагнером как *C. agyrtes eurous* J. et R. (подвид, описанный из Восточной Венгрии). В настоящее время ясно, что это определение было неправильным и вопрос о расовом составе встречающихся у нас представителей *C. agyrtes* требует изучения.

20. *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus* Wagn. Вслед за предыдущим видом представляет одну из обыкновенных блох Беловежской Пуши. Встречается на многих мелких лесных млекопитающих, но, повидимому, наиболее связан с *Clethrionomys glareolus*. Зимой численность его упала еще заметнее, чем у ряда других видов. По данным О. И. Скалон (1940, Кондососьвинский заповедник), этот вид встречался в мае, октябре, ноябре и декабре, а в жаркие летние и ранне-осенние месяцы исчез из сборов. Учитывая, что многие *Ctenophthalmus* дают массовый выплод осенью и затем живут в стадии имаго до весны, приведенное наблюдение не представляется невероятным, однако проверка его необходима. У нас было много сборов этого вида, датированных как летними месяцами (июнь — август), так и другими.

C. uncinatus наиболее обилен в северных лесных районах Европейской части СССР — в Белоруссии (Брестская, Полоцкая, Могилевская области), Ленинградской, Мурманской,

Калининской, Московской, Вологодской областях, в Татарской АССР и в Зауралье (Кондососьва). Ареал его охватывает и леса Брянской, Харьковской и Киевской областей на юге; Ханты-Мансийск и Юргинский район Кемеровской области в Западной Сибири. Имеются также сборы из Рязанской, Костромской, Молотовской областей и Башкирии. За пределами СССР он мало известен — есть сборы из Норвегии, Польши (Люблинская губерния) и упоминается он без точных данных откуда-то из Германии (Вагнер, 1936). В общем, основная часть ареала разбираемого вида лежит в северных лесах Европейской части СССР. Ареал этой блохи хорошо совпадает в пределах СССР с ареалом лесной рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*).

21. *Ctenophthalmus assimilis* Tasch. Этот вид не относится к типичным обитателям леса; он проникает сюда вместе со своим хозяином *Microtus arvalis* из лесостепи, точнее — с лугов лесостепной зоны. Как и многие другие виды, *Ctenophthalmus* легко переходит на разных мелких млекопитающих, живущих по соседству с основным хозяином. Распространен от Голландии и Италии до Западного Забайкалья, Алтая и Тянь-Шаня, причем в СССР имеются сборы из Украины (Закарпатье, Приднепровье — Золотоноша и Черкассы), Белоруссии (Минская, Могилевская области), Латвии, Брянской, Калужской, Калининской, Ярославской, Смоленской, Московской, Саратовской обл. (западнее Волги); далее к востоку имеется из Соликамского района Молотовской области, Северного Казахстана (Наурзум, Боровое), Киргизии, Алмаатинской, Талды-Курганской, Омской, Томской, Новосибирской, Кемеровской, Барнаульской, Ойротской, Красноярской и Иркутской областей и Бурят-Монгольской АССР. На севере этот вид, повидимому, достигает примерно лишь 59° с. ш.; на юге — не выходит за пределы лесостепи. О. Н. Сазонова сообщает, что северная граница совпадает с северной границей полосы дубравно-кустарниковых темнохвойных лесов, имеющей устойчивые суходольные луга на вырубках и гарях и развитое земледелие (пашни). Наличие лугов и пашен среди широколиственного леса — наиболее характерный элемент ландшафта местностей, в которых встречается *C. assimilis*. В таких районах это самый распространенный вид блох мелких грызунов. В Беловежской Пуще он относительно редок. В районах массового распространения встречается круглый год, но, как правило, численность резко возрастает к осени. Размножение происходит летом. Вопрос о числе поколений в течение года требует более детального изучения.

22. *Rhadinopsylla (Rectofrontia) integella casta* Jord. Зимняя блоха гнезд мелких лесных млекопитающих.

Имеется ли у этого вида более излюбленный хозяин (лесные полевки?, кроты?), пока не выяснено. К группе *R. integella* принадлежит ряд подвигов, систематическое положение которых еще не совсем точно выяснено (некоторые из них будут, вероятно, признаны особыми видами), и потому мы приводим сведения, касающиеся наиболее распространенного подвида — *R. i. casta*, известного от Швейцарии до Западной Сибири. Сборы имеются из Швейцарии, Германии, Финляндии, Закарпатья, Киева, Беловежской Пуши, Великолукской, Ленинградской, Вологодской, Московской, Воронежской, Молотовской областей, Татарской АССР, Кондососьвинского заповедника, Ханты-Мансийска и Бийска.

Мы включаем Киев в ареал этой формы, так как описанный оттуда подвид *R. i. paramonovi* Arg. в действительности едва ли отличается от *casta*; по крайней мере ни по описанию, ни по препаратам из коллекции А. И. Аргиропуло мы не можем отличить эту форму от беловежских экземпляров. Образцы *R. i. casta* из Беловежской Пуши посылались нами К. Иордану, и он подтвердил полное сходство их с типичными.

На Кавказе встречается *R. i. caucasica* Arg., очень близкая к *casta*, но все же отличимая главным образом по самкам: боковой выступ края VII стернита у них более узок, а вырезка под ним более широка, чем у *casta*; у самцов дигитоид обычно более суживается к вершине.

Дальневосточная *R. i. consava* I. et T., по материалам Н. Ф. Дарской, также хорошо отличается признаками обоих полов: по форме IX стернита самца, по более крупному резервуару семяприемника и по удлинённому верхнему зубцу головного ктенидия. Эта форма известна теперь из Приморского края и из Северной Кореи, где живет в луголесье. В горной тайге Северной Кореи Н. Ф. Дарской найдена другая форма, мало отличающаяся от *casta*, но подробнее еще не изученная.

Номинальная форма *R. i. integella* J. et R. описана из Южной Франции. Кроме того, известна *R. i. bureschi* Jord. из Болгарии. Из гнезда слепыша окрестностей Петровска (Поволжье) описана *R. i. pilosa* I. et T.

23. *Hystrihopsylla talpae* Curt. Эти крупные блохи встречаются в значительных количествах в норах многих видов мелких лесных млекопитающих (кротов, разных видов полёвок, лесных мышей и т. д.), и пока трудно решить, кто является их истинным хозяином. Обнаружены в очень многих лесных и лесостепных местностях от Англии, Франции и Италии на западе, до Ермаковского района Красноярской области на востоке, и от Скандинавии и Архангельска на севере до Кавказа, Тянь-Шаня и Алтая на юге. Встречаются во все времена года, но, повидимому, более часто осенью.

+ 24—26. *Ischnopsyllus elongatus* Curt., *I. intermedius* R., *I. obscurus* W. Эти три вида блох летучих мышей, вероятно, не исчерпывают всего списка видов Ischnopsyllidae, живущих в Беловежской Пуще, так как здесь могут быть еще найдены встречающиеся в других лесных районах Европы *I. variabilis*, *I. simplex* R., *I. octactenus* K., виды *Nycteridopsylla* и др.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О БЛОХАХ БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ И О ДРУГИХ БЛОХАХ СЕВЕРА ЕВРОПЫ

Среди блох мелких млекопитающих Беловежской Пущи можно установить наличие трех основных экологических групп — блох грызунов, блох насекомоядных и блох летучих мышей¹. Имеются также виды, повидимому, общие для двух первых категорий хозяев, паразитирующие без особенного выбора в норах мелких зверьков (виды № 22 и 23). Из блох грызунов два вида (№ 3 и 4) живут на обитателях деревьев — белках, полчках и сонях, хотя иногда переходят и на наземных грызунов, а остальные (№ 5, 6, 11, 12, 19, 20) представляют паразитов разных мелких норových лесных грызунов, причем одни из них более привязаны к полевым и водяным крысам (№ 5, 12, 20), а другие к лесным мышам (№ 6, 19), но и те и другие весьма часто переходят с одних хозяев на других; обмен паразитами между мелкими грызунами в лесных биотопах является настолько обычным и интенсивно развитым, что его трудно увязать с высказываемым иногда представлением о значительной изолированности друг от друга разных видов грызунов в лесных условиях. Даже паразиты домовых грызунов (виды № 7 и 10) не особенно редко попадают на лесных зверьков. Из табл. 1 видно, что довольно интенсивный обмен эктопаразитами происходит также между грызунами и насекомоядными. Из числа характерных для насекомоядных видов блох (№ 2, 13, 14, 15, 16, 17), три вида (№ 14, 15, 16) встретились на грызунах в количестве 28 экземпляров (1,3% блох, собранных с мелких лесных грызунов), а среди блох, снятых с землероек и кротов, найдено 42 блохи грызунов (15%).

Приведенные выше сведения о географии отдельных видов блох Беловежской Пущи показывают, что почти все они относятся к видам, широко распространенным в лесах Западной, Центральной и Восточной Европы, а некоторые проникают и в Западную Сибирь, и на Кавказ. Больше своеобразных черт

¹ Блохи хищников не обследовались и мы их здесь не касаемся, так же как и паразитов птиц.

выявляется в афаниптерофауне Беловежской Пуши при сравнении со списками видов блох других лесных районов Европейской части СССР и прилежащих стран. На табл. 3 мы приводим имеющиеся у нас сведения о распространении блох лесной зоны Северной Европы, причем для сравнения приведены данные по Западной Сибири и некоторым горно-лесным районам юга. В эту таблицу включены все те виды, которые встречены в лесной зоне северных и центральных областей Европейской части СССР и часть западно-европейских, сибирских и южных видов; таким образом, виды, перечисленные в графах «Западная Сибирь», «Зауралье», «Нижнее Поволжье», «Кавказ», «Югославия» и «Швейцария», не исчерпывают всей известной фауны этих стран, включающей много других видов (степных, сибирских, средиземноморских и т. п.).

Для составления этой таблицы нами использованы литературные данные (главным образом по странам Западной Европы), данные Н. Ф. Дарской, О. Н. Сазоновой, О. И. Скалон, В. И. Юркиной и других и материалы нашей картотеки, основанной на изучении сборов многих лиц за 25 лет работы. Ниже приводятся о них краткие сведения и уточняются географические данные:

Западная Сибирь (включая сборы из Северного Казахстана — Наурзум, Петропавловск, и из районов и областей Ханты-Мансийска, Омска, Новосибирска, Томска, Кемерово, Красноярска, Алтая) — сборы Воронова, Гептнера, Даценко, Зверева, Зиминной, Иванова, Иоффа, Квитницкой, Козьменко, Лаврова, Лебедева, Пауллер, Попова, Редикорцева, Сазоновой, Сердюковой, Фолитарека, Шульца.

Северное Зауралье (Кондососьвинский заповедник, окрестности Свердловска) — материалы Колосова, Раевского, Скалон.

Приуралье (Молотовская область, Башкирия, Удмуртия, Печорский заповедник) — сборы Башкирова, Воронова, Вакуленко, Зильберминц, Свириденко, Таскаевой.

Среднее Поволжье (Татария, Чувашия) — сборы Башкирова, Попова.

Нижнее Поволжье (леса окрестностей Саратова, Аткарска, Зубриловки, Хвалынска, Вольска, с учетом некоторых находок, и в других местах Нижнего Поволжья) — сборы Боженко, Голова, Засухина, Иоффа, Козлова, Колпаковой, Назаровой, Орлова, Тифлова, Фенюка и др.

Верхнее Поволжье (Костромская область) — сборы Формозова.

Вологодская область (Харовский район) — сборы Башениной, Зильберминц.

Московская область (обследована преимущественно южная часть) — сборы Глашинской, Иоффа, Дарской, Калабухова, Карпова, Олсуфьева, Сазоновой, Тупиковой.

Калининская область (включены также сборы из Великолукской области и из пограничного участка Вологодской области) — сборы Калабухова, Карпова, Раевского, Сазоновой, Свириденко.

Ленинградская область (включены также сборы из Псковской и Новгородской областей) — сборы Айзенштадта, Аргиропуло, Вагнера, Высоцкой, Громова, Дубинина, Иоффа, Калабухова, Крохиной, Оболенского, Покровской.

Финляндия и Лапландия — литературные сведения по Финляндии (Нордберг, 1934) и сборы с Кольского полуострова из Лапландского и Мурманского заповедников — материал Волковой, Формозова и др.

Эстония и Латвия — по Якобсону (1940).

Калининградская область — взяты сведения по б. Восточной Пруссии — по Дампфу (1926).

Белоруссия (много материала имелось лишь из Беловежской Пуши — Брестской и Гродненской областей; небольшие сборы из Полоцкой, Витебской, Могилевской, Гомельской, Бобруйской, Молодечненской областей) — сборы Бибикова, Калабухова, Квитницкой, Климик, Короленко, Крассовой, Новикова, Саблиной, Фолитарека, Яцентковского.

Смоленская и Брянская области — материалы Свириденко, Старка.

Курская и Воронежская области — небольшие сборы Калабухова, Смирнова и др.

Приднепровье (лесные районы левобережной и правобережной Украины в Киевской и соседних областях) — литературные сведения (Аргиропуло, 1941) и сборы Пидопличка, Юркиной и др.

Закарпатская область — материалы Юркиной.

Югославия — по Вагнеру (1939).

Швейцария — по Иордану и Ротшильду (1920) и др.

Германия — по Дампфу (1926) и Вагнеру (1936) (сведения без учета изменения пределов страны).

Голландия — по Удемансу (1900—1926) и Смитту (1947).

Англия — по Ротшильду (1915) и Томпсону (1938).

Само собой разумеется, что отсутствие сведений о наличии того или другого вида в отдельных местностях не может безоговорочно свидетельствовать об отсутствии этого вида в данном районе — имеющиеся сборы во многих случаях для этого недостаточно обширны. Но сопоставляя сведения в нескольких соседних графах нашей табл. 3, можно все же с некоторой долей вероятности проследить за ареалами отдельных видов в пределах рассматриваемых стран. Для того чтобы облегчить это, мы в некоторых графах проставили дополнительные значки, указывающие на наличие у нас достаточного материала или других оснований, чтобы с некоторой уверенностью предполагать отсутствие или, наоборот, наличие данного вида. Следует оговорить, что такое предположение может относиться лишь к хорошо обследованной местности данного района, упомянутой в приведенном выше перечне. Пустыми оставлены те графы, по которым лучше подождать фактического материала; особенно часто это относится к паразитам птиц, хищных млекопитающих и летучих мышей, обследование которых крайне неравномерно.

Анализируя табл. 3, мы должны отметить, что в списке видов блох Беловежской Пуши (и Белоруссии в целом) отсутствует ряд широко распространенных лесных или луговых видов. В ряде подобных случаев дело касается видов, ареал которых либо повидимому, либо явно не доходит до Белоруссии; таковы восточные: *Ceratophyllus tamius*, *C. calcarifer*,

Neopsylla pleskei; южные: *Ctenopthalmus wagneri*, *C. golovi*. *Ischnopsyllus octactenus*; западные: *Palaeopsylla minor*, *Ctenopthalmus congener*, *C. obtusus*, *Rhadnopsylla pentacantha*, *R. isacantha*, *Typhloceras poppei*, *Ischnopsyllus simplex* и т. д. В других случаях ареалы блох под влиянием каких-то экологических или исторических причин более причудливым образом обходят район лесов Белоруссии. Рассмотрим ряд подобных примеров.

***Ceratophyllus (Megabothris) rectangulatus* Walg.** (= *baikalensis* I.). Этот паразит многих лесных грызунов, не обнаруживающий явного предпочтения к определенному хозяину, имеет очень большой ареал, простирающийся от Англии через Скандинавию и Западную Сибирь до Тянь-Шаня, Алтая, Забайкалья и Хангая (в Монголии). Подрод *Megabothris* имеет большое число представителей в Северной Америке. Родиной данного вида является, несомненно, Азия; близкий родич его заселяет северо-восток Сибири (*C. advenarius*). В Европейской части СССР рассматриваемый вид обнаружен только в северо-восточных областях (Молотовской, Удмуртии, Костромской, Вологодской, Ленинградской, Мурманской). Отсюда он легко мог распространиться по Скандинавии, но как проник в Англию, остается неясным. Во всяком случае ни в западных областях СССР, ни западнее на континенте Европы он не обнаружен. Это один из интересных вопросов, которые ставит перед нами география блох.

***Ceratophyllus (Amalaraeus) penicilliger* Gr.** Паразит многих мелких лесных и луговых грызунов, распространенный от Западной Европы (табл. 3) через Азию до Аляски и Канады включительно. На протяжении своего громадного ареала представлен несколькими подвидами (Иофф, 1949). В некоторых частях Евразии замещен другими видами того же подрода, например, на Кавказе найден *C. (A.) improvisus* I., в Корее *C. (A.) ioffi* D. Однако обращают на себя внимание некоторые лесные районы, где пока не найдено никаких представителей этой группы — таковы, например, леса Сихотелина, Белоруссии (Беловежская Пуща), Приднепровья, Германии. Эти места представляют, повидимому, разрывы в ареале данного вида (или подрода *Amalaraeus*), ожидающие изучения и объяснения.

***Amphipsylla sibirica* W.** Паразит лесных полевок и других мелких грызунов многих лесных районов Евразии и Северной Америки. Описано несколько подвигов (Иофф и Тифлов, 1939; Иофф, 1949). Ареал этого вида распадается на несколько частей. Наибольшая часть простирается от Молотовской области, Башкирии и Тянь-Шаня через леса Сибири до Канады (впрочем, еще неизвестно, имеется ли этот вид на край-

Продолжение табл. 3

Виды блох	Западная Сибирь	Северное Зураре	Приурале	Среднее Поволжье	Нижнее Поволжье	Кавказ	Верхнее Поволжье	Вологодская область	Московская область	Калининская область	Ленинградская область	Финляндия и Лапландия	Эстония и Латвия	Калининградская область	Белоруссия	Смоленская и Брянская области	Курская и Воронежская области	Приднепровье	Закарпатье	Югославия	Швейцария	Германия	Голландия	Англия
<i>C. golovi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+		+	++	+			++	++	+
<i>Rhadinopsylla casta</i> .																								
<i>R. pentacantha</i>																								
<i>R. isacantha</i>																								
<i>Neopsylla pleskei</i> ¹																								
<i>N. setosa</i>																								
<i>Catallagia dacenki</i> .																								
<i>Hysirichopsylla ta'pae</i>																								
<i>H. (Typh.) poppei</i> . . .																								
<i>Ischnopsyllus elongatus</i>																								
<i>I. intermedius</i>																								
<i>I. variabilis</i>																								
<i>I. obscurus</i> .																								
<i>I. octactenus</i> ¹	+	+	+	+	+	+	+		+		++				+			+		+	+	+	+	+
<i>I. simplex</i>																								
<i>I. hexactenus</i> ¹																								
<i>Nycteridopsylla eusarca</i>																								
<i>N. longiceps</i>																								
<i>N. pentactenus</i>																								
<i>Rhinolophopsylla unipunctinata</i>																								
<i>Myodopsylla trisellis</i> .																								

¹ С подвидами.

Условные обозначения: + — имеется; П — уверенно предполагается; — предполагается отсутствие; ! — завезен. Пустые графы: не найден, но обследование еще не достаточно.

нем северо-востоке Азии, а также в Аляске; возможно, что и там есть разрыв ареала; канадский и восточно-сибирский подвиды отличаются между собой). Следующая часть ареала известна в Финляндии и Лапландии, причем распространенная там форма сходна с уральско-западносибирской; поэтому возможно, что в наиболее северных областях Европейской части СССР еще будет найдено соединение указанных двух участков ареала. Наконец, несомненно, обособленные районы распространения этого вида найдены в горах Центральной Европы (Татра, Альпы), где образовались особые подвиды; видимо, это ледниковые реликты более широкого распространения холодолюбивого вида, вымершего в остальных лесных районах Европы. Разрывы ареала и возникновение нескольких подвидов свидетельствуют о сложной истории расселения этой блохи.

Кстати упомянем, что указание на наличие *A. sibirica* в Московской области в определителе А. И. Аргиропуло приведено ошибочно; имелась в виду, вероятно, Молотовская область.

***Amphipsylla rossica* W.** Паразит обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*), преимущественно луговой (лесостепной, иногда степной) вид. Известен от Чехословакии до Крыма, Кавказа, Копет-Дага, Тянь-Шаня и Алтая и широко распространен во многих областях Европейской части СССР (Архангельской, Молотовской, Башкирии, Татарии, Куйбышевской, Уральской, Гурьевской, Астраханской, Грозненской, Ставропольской, Ростовской, Саратовской, Воронежской, Харьковской, Тульской, Московской, Вологодской, Ленинградской, Калининской, Смоленской). Отсутствие находок этого вида в наших материалах из Беловежской Пущи может объясняться или недостаточным обследованием луговых участков или тем, что на западе ареал этой блохи спускается в более южные широты.

***Lepipsylla taschenbergi* W.** Паразит лесных мышей рода *Apodemus* (*Silvimus*). Принадлежит к группе блох с трехзубым щечным гребнем, имеющей родственников в Африке. С африканским (средиземноморским) происхождением хорошо увязывается и ареал этого вида, сильно распространенного на Кавказе, проникающего в некоторые горные хребты Средней Азии (Копет-Даг, Гиссар), в Поволжье и низовья р. Урала, в Приднепровье и в Западную Европу (Германия, Югославия). В лесах центра и севера России этой блохи нет. Можно высказать гипотезу, что главными ее хозяевами, вместе с которыми она проделала свой исторический путь, были лесные мыши, представленные наиболее ясно на Кавказе в виде группы так называемых желтогрудых мышей (*S. fulvipectus*). Можно предполагать, что эти мыши в результате скрещивания

с другими видами того же рода и по другим причинам во многих местах сильно изменились и далеко не везде сохранили четкую видовую обособленность. Блохи же выявляют историю расселения этой африканской ветви лесной фауны. До Беловежской Пуши и до лесов севера и центра Европейской части СССР эта фауна, повидимому, не проникала, и, следовательно, здешние желтогорлые лесные мыши (*A. flavicollis*), связанные с западноевропейскими мышами, должны иметь другую историю.

Doratopsylla (Corrodopsylla) birulai Joff. Паразит землероек и кутор; повидимому, несколько чаще встречается на последних (*Neomys*). Северный лесной вид. Имеет широкий ареал от Брянских лесов на западе и Архангельска на севере до района Хабаровска и Приморского края на востоке; имеются сборы также из Финляндии, Вологодской и Калининской областей, из Татарской АССР, Молотовской, Тюменской, Новосибирской областей, Забайкалья, Якутии и с Тянь-Шаня. Отсутствие этого вида в сборах из лесов Белоруссии и центральной полосы Европейской части СССР (при наличии в Брянской области) тоже представляет интересный зоогеографический факт.

Таким образом, мы видим, что изучение фауны Arhanniptera Беловежской Пуши, вместе с другими материалами по лесной фауне СССР ставит ряд небезинтересных вопросов с точки зрения зоогеографии и истории этих фаун. Дальнейшие материалы по географии лесных блох помогут, несомненно, пролить свет на возникающие вопросы.

К ЭКОЛОГИИ БЛОХ *CERATOPHYLLUS (NOSOPSYLLUS)* *MOKRZECKYI* WAGN.¹

С. А. Колпакова

Еще в 1927 г. И. Г. Иофф установил, что *Ceratophyllus mokrzeckyi* является наиболее распространенным среди паразитов мышей, обитающих в поле, в степи и в песках юго-востока. Тогда же им было указано, что этот вид блох паразитирует и на других грызунах; встречается он и на собаках, и в жилье человека (Иофф, 1927). В. И. Кузенков в 1928 г. обнаружил названных блох в домах и в помещениях складов в одной из станиц, причем в постройках не было найдено ни одного экземпляра *Leptopsylla segnis* Schön. — блохи, специфичной для домовых мышей в городах и селах. Интересна находка В. И. Кузенкова 8 блох *C. mokrzeckyi* (5 ♀ и 3 ♂) на одном зайце-руссак, добытом в окрестностях той же станицы (Кузенков, 1929). И. Г. Иофф (1935) отметил, что в год массового размножения мышевидных грызунов наблюдается размножение и широкое расселение *C. mokrzeckyi*, попадающих в такие годы в большом количестве и в села. Материалы, представленные последующими исследователями (Тифловым и Усовым, 1938; Колпаковой, 1944; Флегонтовой, 1940; и др.), подтверждают наблюдения И. Г. Иоффа.

Выводы работы И. М. Ягубянц и А. М. Хохловой (1948) снова говорят о том, что одним из основных видов блох мышевидных грызунов и их гнезд является *C. mokrzeckyi*. В обследованных ими гнездах грызунов среди блох было наибольшее количество именно этого вида (74%), меньше *Stenophthalmus orientalis* Wagn. (24,9%). Остальные виды блох были представлены единичными экземплярами. Всего из 952 гнезд мышевидных было собрано 5546 *C. mokrzeckyi* (2136 ♂ и 3410 ♀). Те же авторы отметили резкое колебание численности основных

¹ Доложено на V Совещании по паразитологическим проблемам в Ленинграде при Зоологическом институте Академии наук СССР в 1949 г.

Таблица 1

Количество собранного материала с 1937 по 1941 г.

Места сбора	Число			
	домовых мышей	блох с них	гнезд грызунов	блох из гнезд
Пойма .	1583	512	498	6 986
Дельта ¹ . .	3125	646	453	1 361
Бугристые пески	859	118	182	1 983
Всего .	5567	1276	1133	10 330

¹ Тут ловились и полевые мыши.

Таблица 2

Количество *Ceratophyllus mokrzeckyi* на разных видах грызунов
(по сводным данным с 1937 по 1941 г.)

Вид грызуна	Обследо- вано грызунов	Количество блох		
		всего	из них <i>C. mokrzeckyi</i>	
			абс	%
<i>Mus musculus</i> L . .	950	404	330	81,4
<i>Apodemus agrarius</i> Pall	32	5	4	80,0
<i>Microtus arvalis</i> Pall	344	82	45	54,9
<i>Arvicola terrestris</i> L. . . .	14	5	5	—
<i>Cricetulus migratorius</i> Pall	101	79	15	19,0
<i>Rattus norvegicus</i> Berk. .	16	2	1	—
<i>Meriones meridianus</i> Pall	15 718	15 024	66	0,4
<i>M. tamariscinus</i> Pall	4 225	7 853	16	0,2
<i>Allocricetulus eversmanni</i> Br.	1	1	—	—
<i>Ellobius talpinus</i> Pall	10	2	—	—
<i>Dipus sagitta</i> Pall . .	156	125	—	—
<i>Allactaga jaculus</i> Pall	10	30	—	—
<i>Citellus fulvus</i> Licht.	21	8	—	—
<i>C. pygmaeus</i> Pall	74	223	1	0,4
Всего	21 672	23 843	483	2,0

видов гнездовых блох с увеличением их количества в осенне-зимнее время. Известное значение представляют результаты изучения видового состава блох мышевидных грызунов, обнаруженных И. М. Ягубянц и А. М. Хохловым в населенном пункте. За весь период исследований там было собрано

110 блох, из них *Leptopsylla segnis* — 70; *Ceratophyllus mokrzeckyi* — 25,4, а *C. orientalis* — 4,5%. Интересно, что О. А. Федина встретила в окрестностях г. Алма-Ата близкий к *C. mokrzeckyi* вид *C. fidus* Jord. et Roths., причем последние численно преобладают над *Leptopsylla segnis* (Федина, 1948).

Наш материал был собран на пойме и в дельте Волги и в удаленных от поймы бугристых песках. В сборе материала по экологии блох мышевидных грызунов участвовали: Иофф, Тифлов, Смирнов, Тихомирова, Колпакова, Флегонтова, Дудникова, Усов, Казанцева, Юркина, Кондрашкина и др.

В данной статье использованы как литературные данные, так и материалы, полученные нами совместно с сотрудниками при обследовании 5567 грызунов и 1133 гнезд. Цифровые показатели таблиц выведены при учете 1276 блох, собранных с грызунов, и 10 330 блох, взятых из их гнезд (табл. 1). По известным нам данным, *C. mokrzeckyi* были найдены на 15 видах грызунов, а также на ласке, собаке, на человеке и в его жилых и хозяйственных постройках. О соотношении *C. mokrzeckyi* с блохами разных видов грызунов можно видеть из табл. 2.

ПОЙМА

На территории обследованного нами участка поймы из грызунов больше всего было домовых мышей. Реже встречались полевые мыши, обыкновенные и водяные полевки, а по возвышенным местам гребенщиковые песчанки и малые суслики. Наиболее полные сведения о фауне блох нами получены при обследовании домовых мышей на искусственно обвалованных участках (так называемых «гривах») и лугах. Следует оговориться, что нам удавалось проводить систематические сборы блох с мышевидных грызунов только в годы с невысокой численностью последних.

В настоящей статье мы использовали данные, полученные Ю. М. Казанцевой и Я. А. Усовым в год с нормальным ходом весеннего половодья и средним уровнем воды (Колпакова, Казанцева и Усов, 1951). В половодье мыши добывались на островах. Приведенные авторами материалы свидетельствуют об относительно устойчивой численности мышевидных в жилье человека, за исключением, позднего сезона, периода переселения мышей из открытых стаций.

В открытых угодьях наблюдаются резкие изменения численности мышевидных по сезонам. К весне попадаемость мышей снижается с 6,4 (зимний показатель) до 0,9%. А далее оставшиеся в пойме грызуны погибают от половодья, и летом процент попадаемости опускается до 0,8. Резкие изменения

температуры и влажности, изменения плотности населения грызунов и их переселения с места на место ведут к тому, что и блохи, теряющие хозяев, часто оказываются в неблагоприятных условиях, что отражается и на их размножении. Неудивительно поэтому, что численность блох в весенне-летний период снижается (рис. 1) ¹.

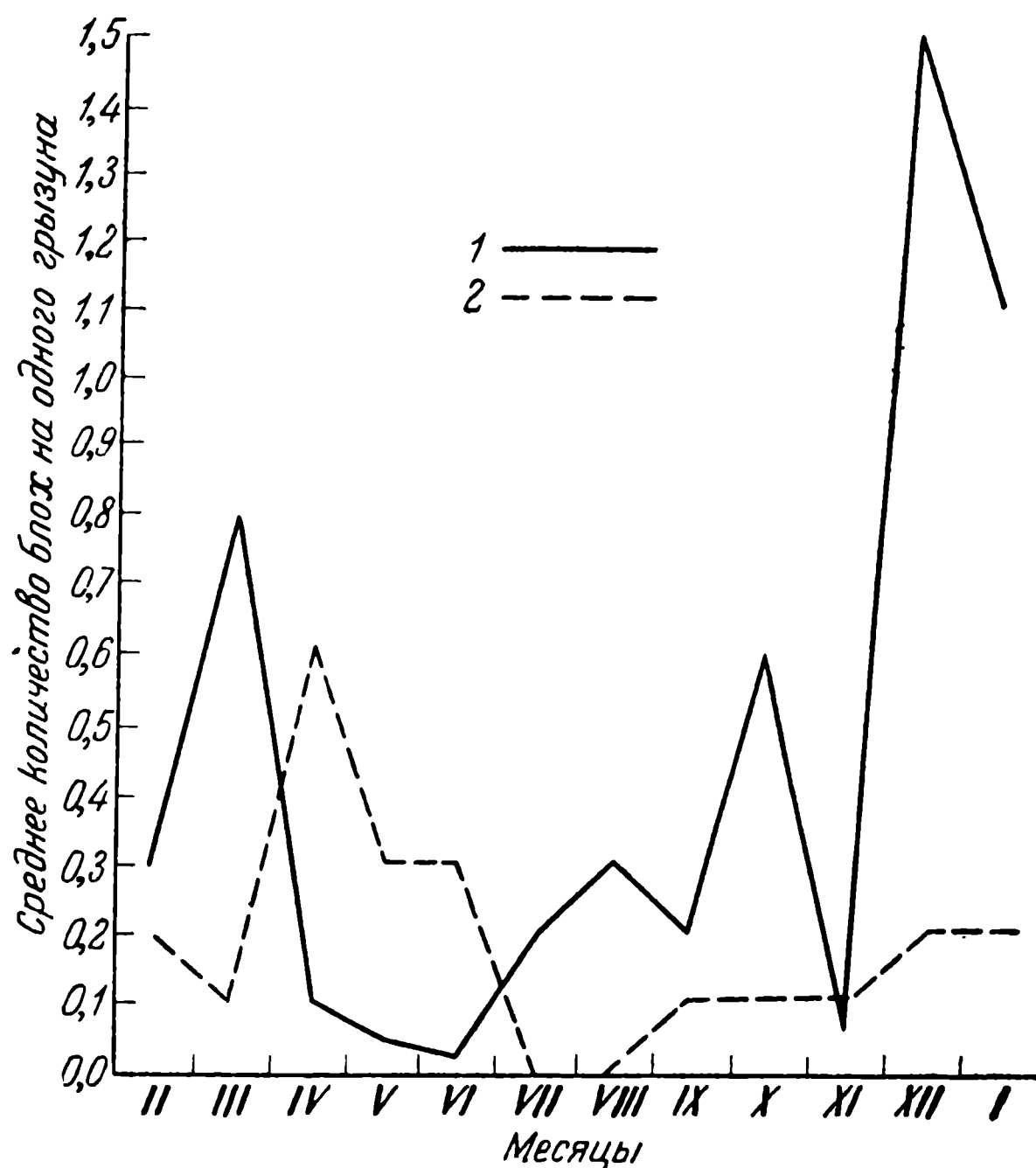


Рис. 1. Изменения количества блох на домовых мышах в пойме:

1 — в открытых станциях; 2 — в мелких населенных пунктах

После спада полой воды (в июле и в августе) по пониженным местам поймы вокруг временных озер, при наличии высоких температур воздуха, начинается быстрый рост прибрежной растительности и трав на лугах поймы. Это обеспечивает грызунам, забежавшим с незатапливаемых грив на высохшие участки поймы, надежное укрытие и корм. Старые норы мышей на заливаемых станциях разрушаются. Во вновь построенных летних выводковых норах создаются благоприятные условия для размножения занесенных туда грызунами блох.

¹ Материалы, использованные для вычисления индексов обилия блох, приведены в табл. 3.

В жаркое время (июль — август) блохи становятся особенно жадными, чем отчасти и объясняется небольшое летнее повышение индекса обилия блох, паразитирующих на грызунах.

Т а б л и ц а 3

Число обследованных мышей в пойме в течение 1951 г.

Место добычи зверьков	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Открытые станции	20	59	40	45	37	32	54	33	66	67	87	65
Мелкие населенные пункты	74	69	66	93	61	63	6	36	46	55	131	136

К осенне-зимнему периоду численность зверьков становится выше вследствие пополнения их популяции подрастающим молодняком. Для блох создаются нормальные условия питания, их активность и плодовитость повышаются, что ведет к усиленному размножению и увеличению численности. В период наших наблюдений в пойме максимум численности блох приходился на декабрь и январь (табл. 4). В гнездах домовых мышей нами обнаружены четыре вида блох: *Ceratophyllus mokrzeckyi* Wagn., *C. laeviceps* Wagn., *Coptosylla lamellifer* Wagn. и *Amphipsylla rossica* Wagn. На долю *C. mokrzeckyi* приходится 99,9% по отношению к общему числу блох, собранных из гнезд.

Т а б л и ц а 4

Сезонный ход зараженности гнезд мелких мышевидных грызунов *Ceratophyllus mokrzeckyi* в пойме Волги

Месяцы	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	За весь период
Обследовано гнезд .	11	25	61	41	29	86	38	56	37	33	57	24	498
Встречаемость гнезд с блохами (в %)	73	64	46	34	45	36	45	45	78	36	77	79	51
Собрано блох	331	189	412	105	150	320	183	433	721	88	1769	2276	6977
Среднее число блох на 1 гнездо (индекс обилия)	30,1	7,5	6,7	2,5	5,2	3,7	4,8	7,7	19,5	2,7	31,0	94,8	14,0

Повышение встречаемости *C. mokrzeckyi* в гнездах совпадает по времени с увеличением среднего числа блох на 1 гнездо

(табл. 5). Встречаемость блох в гнездах и их обилие зависят от метеорологических факторов. Наилучшие условия для *C. tokrzeckyi* в норах мышевидных грызунов создаются в осенне-зимний период, когда влажность почвы достаточна, а температура в камерах нор умеренна, что благоприятствует развитию яиц и личинок блох. В пойме, по наблюдениям зоологов, излюбленными местами домовых мышей являются заросли сорняков, бахчи и плантации — места, летом сравнительно прохладные, затененные, защищенные от ветра и с относительно малой амплитудой суточных и годовых колебаний температуры приземного слоя воздуха.

В жилье человека на домовых мышах мы обнаружили три вида блох: первое место занимают *C. tokrzeckyi*; кроме того, собраны единичные *Leptopsylla taschenbergi* Wagn. и *Ceratomyllus laeviceps*. При этом *C. laeviceps* были найдены в сезон низкой численности домовых мышей и относительно высокой — гребенщиковых песчанок.

Т а б л и ц а 5

Варьирование числа блох в гнездах мышевидных грызунов

	Число блох								
	0	1	до 20	до 50	до 100	126	137	151	всего
Число гнезд	Бугристые пески								
	71	11	69	22	7	1	1	0	182
	Дельта								
	272	19	71	14	2	0	0	1	379

Зараженность блохами домовых мышей в жилых помещениях не совпадает с зараженностью этих грызунов в открытых стациях (рис. 1). Зимой в отапливаемых помещениях *C. tokrzeckyi* меньше (индекс обилия от 0,1 до 0,2), чем весной (от 0,5 до 0,3). В открытых стациях наблюдается обратное — максимум зараженности домовых мышей блохами приходится на зиму (1,5—1,1), в то время как весенний наибольший показатель (в марте) равен 0,8. Минимум блох, паразитирующих на грызунах в открытых стациях, наблюдался нами в мае (0,05) и в июне (0,03).

ДЕЛЬТА

Исследование проводилось в центральной дельте (Колпакова и Кондрашкина, 1951). Основными прокормителями *C. tokrzeckyi* в обследованном районе являются домовые и

полевые мыши. Но в отдельных случаях эти блохи попадают и на других грызунах (водяных и серых полевках, тушканчиках). Так, с 12 водяных полевков, добытых в основной их станции в феврале — мае, снято 15 *C. tokrzeskyi*, единично они попадались и летом. Встречались *C. tokrzeskyi* и в гнездах водяной полевки. Известно, что в осенне-зимнем периоде домовые мыши заселяют норы водяных полевков и, разумеется, заносят сюда своих блох.

Более многочисленны домовые мыши в сорной растительности обвалованных участков, т. е. в незаливаемых стациях. В заливаемых участках, особенно в тростниково-рогозовых зарослях, домовые мыши по численности уступают первое место полевым мышам (Кондрашкин, 1950). Объясняется это неодинаковым отношением указанных видов к влажности и большей обеспеченностью повышенных мест семенным кормом, предпочитаемым домовыми мышами. Количество *C. tokrzeskyi* на забурьяненных участках больше, чем в пониженных местах, заросших тростником и рогозом, заливаемых весенним половодьем.

Наибольшая встречаемость блох на домовых мышях наблюдалась в ноябре и в марте (рис. 2)¹. Максимальный индекс обилия блох (0,7) на одну домовую мышь был установлен в марте (Колпакова и Кондрашкина, 1951). Аналогичные данные были получены и при обследовании полевых мышей. В марте мыши приступают к чистке зимовочных нор, сооружению новых камер и замене старых гнезд свежими. Видимо, в это время блохи в большой степени нападают на хозяев (Кондрашкин, 1950). Летом, когда в дельте Волги происходит паводок, индексы обилия блох на хозяевах минимальны. В осенне-зимний сезон численность блох становится значительной. В гнездах домовых мышей, по данным нашего учета, максимальное количество блох приходится на конец зимы (февраль), минимальное — на лето (рис. 3). Чем дольше

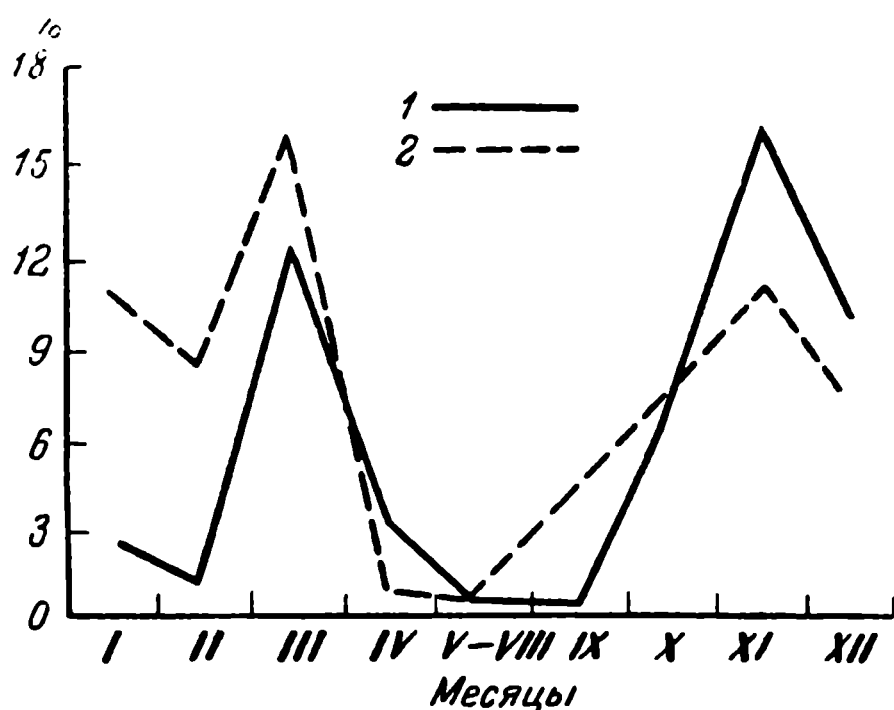


Рис. 2. Изменение количества мышей с блохами в открытых стациях дельты Волги:

1 — процент домовых мышей с блохами; 2 — то же полевых мышей

¹ Число обследованных зверьков указано в табл. 6.

зимовочная нора обитаема, чем больше она приспособлена к удачной перезимовке в ней домовых или полевых мышей, тем лучшие условия она представляет для размножения блох. По Г. А. Кондрашкину (1950), зимовочные норы домовых мышей характеризуются большой глубиной (35—100 см), большим

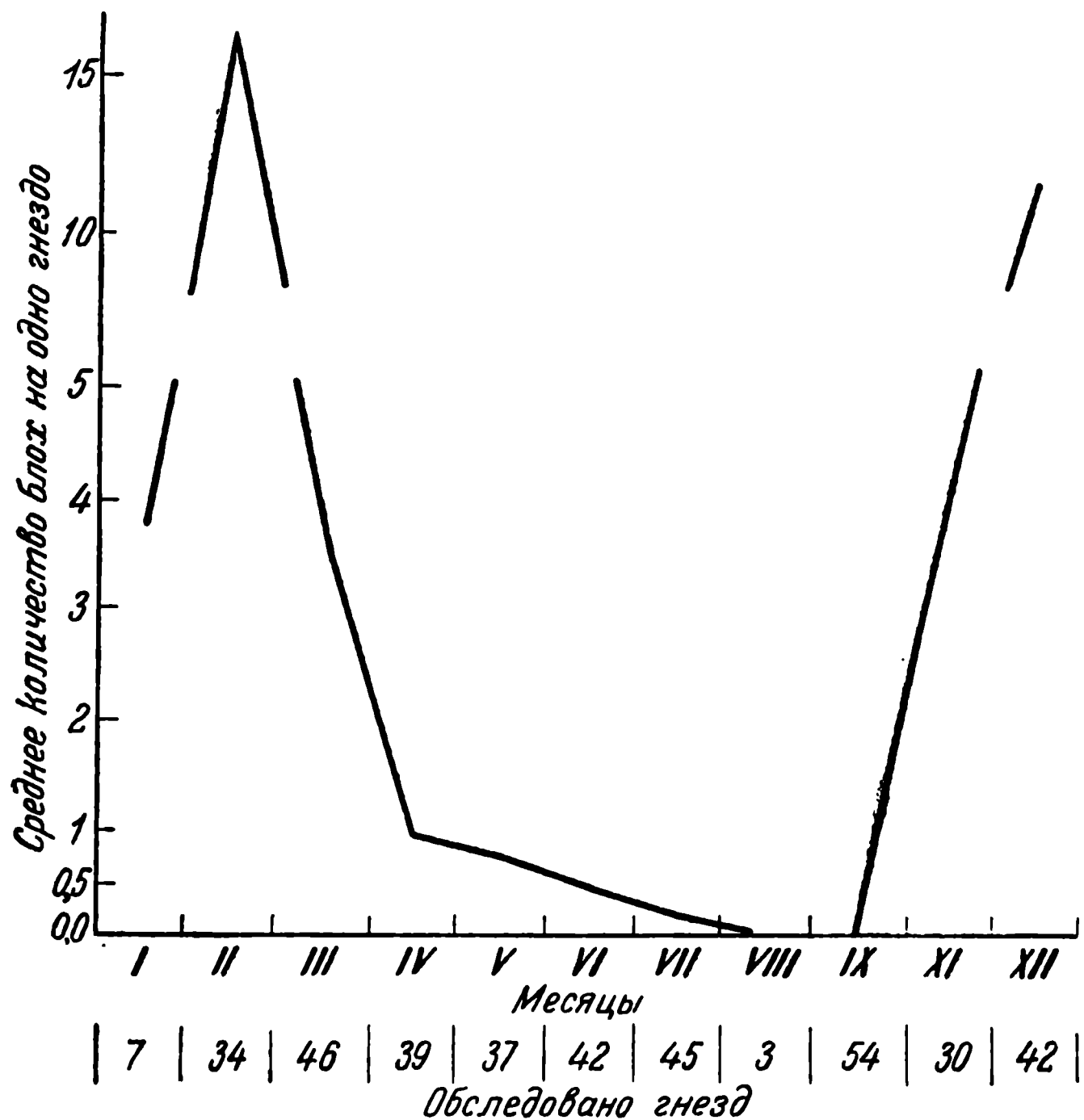


Рис. 3. Сезонный ход заселенности гнезд мышей блохами в дельте Волги

размером камеры и крупными гнездами. Углубление нор и увеличение размера камер продолжается вплоть до весны. Наиболее благоприятны условия зимовки по склонам повышенных мест, обращенным на юг и восток.

В районах дельты численность мышей и их блох находится в большой зависимости от условий влажности, изменяющихся не только в разные годы, но и в течение одного года и даже сезона в различных местах обитания зверьков и их паразитов. Взрослые блохи, их яйца и личинки, находящиеся в норах, расположенных на затапливаемых местах, в период паводка погибают от избытка влаги, особенно в годы высоких весенних паводков. В годы низких паводков даже на разнотравных лугах островов мы находили блох в гнездах мышевидных и в

летний период, но в меньшем количестве по сравнению с зимними сборами. В год низкого паводка в осенне-зимний период количество блох в одном гнезде домово́й мыши доходило до 53, а в конце зимы в одном гнезде мы наблюдали число блох в наших условиях рекордное — 151 (табл. 5). Блохи и их яйца встречались в осенне-зимние месяцы включительно до февраля. Наибольшее количество блох было собрано из гнезд с глубины в 40—69 см, т. е. в зимовочных норах. Осеннее нарастание численности *C. mokrzeskyi* совпадает с повышением численности домовых и полевых мышей.

Таблица 6

Число обследованных мышей с блохами в открытых станциях дельты Волги в течение 1951 г.

Виды мышей	Месяцы								
	I	II	III	IV	V—VIII	IX	X	XI	XII
Домовые	191	78	130	100	48	97	82	603	397
Полевые	232	113	141	159	74	99	215	214	152

В жилье человека на домовых мышах в дельте реки мы находили лишь одиночных *C. mokrzeskyi*. Типичной блохи домовых мышей — *Leptopsylla segnis* мы тут не обнаружили. Это явление может быть объяснено тем, что в населенных пунктах дельты каждый дом окружен огородом и садом, за которыми находятся пустыри, заросшие сорняками. Таким образом, биотопы мышей в жилье человека здесь почти сливаются с их природными местообитаниями. Поэтому домовые мыши не живут в постройках человека долгий срок, они постоянно переселяются из жилища в усадьбу и обратно. Неудивительно, что в таких домах мы находим только блох, занесенных дикими грызунами. Ясно, что фауна блох домовых мышей жилья человека мелких сельских населенных пунктов отличается по сравнению с таковой в промышленных населенных пунктах и городах.

БУГРИСТЫЕ ПЕСКИ

Бугристые пески были заселены главным образом полуденными и гребенщиковыми песчанками, мохноногими тушканчиками, реже встречались обыкновенные полевки, хомячки (серый и Эверсманны), желтые суслики. В густых зарослях растительности, приуроченной к низким местам, в песках

добывались домовые мыши и их гнезда. Между домовыми мышами и другими мелкими грызунами песков наблюдается тесный контакт. В осенне-зимний период кучки обмолоченного кумарчика (*Agriophyllum arenarium*) — «тобаны» составляют основное убежище и корм мышей в песках. При ворошении соломы обнаруживается большое количество гнезд мышей, расположенных на песке. Находили гнезда при раскопке нор на глубине до 105 см. Большинство же раскопанных под тобанами нор достигало 40—45 см глубины. По данным М. В. Шейкиной (1940), тобаны наиболее заселены домовыми мышами в октябре, ноябре и декабре, затем численность мышей снижается.

Наибольшая встречаемость блох на домовых мышах в бугристых песках наблюдается в осенний и ранне-весенний периоды года (табл. 7). Поскольку такие изменения встречаемости блох *C. mokrzeskyi* по сезонам наблюдались нами и в других стациях (поймы и дельты), мы признаем их закономерными.

Т а б л и ц а 7

Количество *Ceratophyllus mokrzeskyi* на домовых мышах и в их гнездах в бугристых песках 1932—1933 гг.

Месяц	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	За весь период
Обследовано грызунов	15	230	250	135	66	31	82	12	9	17	9	—	3	859
Встречаемость грызунов с блохами (‰)	6,7	13,4	9,2	5,9	3,0	9,6	12,1	0	0	0	0	0	0	9
Собрано блох	1	51	27	19	2	5	13	0	0	0	0	—	0	118
Индекс обилия блох на 1 об- следованного грызуна	0,6	0,2	0,1	0,1	0,03	0,2	0,1	0	0	0	0	—	0	0,1
Обследовано гнезд . . .	1	8	16	34	25	30	27	13	22	5	1	—	—	182
Встречаемость гнезд с бло- хами (в ‰)	—	50	81,2	58,8	56	60	77,8	46,1	54,5	20	—	—	—	61,0
Собрано блох	2	5	251	504	281	372	347	49	88	72	12	—	—	1983
Индекс обилия блох на 1 об- следованное гнездо .	—	0,6	15,6	14,8	11,2	12,4	12,8	3,7	4	14,5	—	—	—	10,9

Для выявления сезонного хода численности *C. mokrzeskyi* в бугристых песках мы пользуемся также данными обследо-

ния гнезд мелких мышевидных, т. е. мест, где происходит размножение этих блох.

Наибольшее количество гнезд с *C. mokrzeskyi* в бугристых песках мы обнаружили с ноября по март (табл. 7). Летнее повышение обилия блох мы объясняем в данном случае малым числом обследованных гнезд. Варьирование обилия блох этого вида в гнездах дано в табл. 5. Максимальное число блох, встреченных в одном гнезде, равнялось 126 в марте и 137 в декабре. Наименьшая встречаемость блох в гнездах падает на лето (июль).

По данным М. М. Тихомировой (1935), индекс обилия *C. mokrzeskyi* в гнездах полуденной песчанки весной составляет от 2,3 до 2,5, а в осенне-зимний период от 5 до 10,8 блох на 1 гнездо.

В жилище человека на домовых мышах в районе песков мы обнаружили только *C. mokrzeskyi*. На липкую бумагу, разложенную в разных помещениях, кроме блох человека и домашних животных, вылавливались блохи домовых мышей, песчанок и лисы (*Ceratophyllus mokrzeskyi*, *C. laeviceps*, *Xenopsylla conformis*, *Coptopsylla lamellifer*, *Rhadinopsylla cedestis*, *Chaetopsylla globiceps*).

Мы отмечаем проникновение блох диких грызунов в постройки человека. И обратно, имеются находки А. А. Флегонтовой (Вольферц, Колпакова, Флегонтова, 1934), И. М. Ягубянц и А. М. Хохловой (1948) *Leptopsylla segnis* в природных условиях. Видимо, в тех населенных пунктах, где между жильем человека и природными местообитаниями домовых мышей нет преград, и происходит обмен блохами домашних грызунов с дикими.

По годам обилие блох находится в тесной зависимости от численности их основных хозяев — домовых мышей. В годы обычной для данных мест численности мышей и количество блох невысоко. Нарастание численности *Ceratophyllus mokrzeskyi* в гнездах грызунов следует за массовым размножением мышей. Так, по сборам А. Ф. Смирнова, зимой индекс обилия блох на 1 гнездо колебался от 21,7 до 48,0, а по нашим данным, полученным в другие годы, индекс обилия за тот же сезон колебался от 10,4 до 18,1 блох на 1 гнездо. По данным Б. К. Фенюка (1950), в Волжско-Уральских песках повышенная численность домовых мышей явление редкое. Специальные наблюдения за процессом и продолжительностью периода усиленного размножения блох домовых мышей в природных условиях не проводились, но многими исследователями отмечалось, что увеличение плотности населения грызунов в периоды их массового размножения способствовало размножению их наружных паразитов.

ВЫВОДЫ

Численность *Ceratophyllus mokrzeckyi* повышается в сезоны с достаточной влажностью среды обитания при умеренных температурах, или при относительно высоких температурах с более высокой влажностью. Зимой наиболее благоприятные условия создаются в обитаемых глубоких зимовочных норах, прикрытых бурьяном и снегом, или находящихся под стогом сена или соломы. В сильные морозы, при нарушении тепловых условий, с вымиранием мышей уменьшается и количество взрослых блох. Численность блох, находясь в большой зависимости от плотности поселений их хозяев, одновременно испытывает воздействия и многих других факторов окружающей среды (метеорологические условия, состав почвы и т. д.).

Постоянные перемещения грызунов с их эктопаразитами из построек человека в природные биотопы и обратно требуют пристального внимания со стороны работников, которым поручено осуществление санитарно-оздоровительных мер в жилищном строительстве. Мероприятия по уничтожению грызунов в жилье и в хозяйственных постройках человека должны увязываться с профилактическими и истребительными мероприятиями против блох. Систематическое улучшение материальных условий жизни трудящихся, повышение культурного уровня населения Советского Союза, гигантская программа по преобразованию природы, а также быта человека, осуществляемые государством, улучшение медицинского обслуживания — все это обеспечит резкое снижение случаев попадания переносчиков инфекции из природных условий в жилье человека.

ЛИТЕРАТУРА

- Вольферц А. А., Колпакова С. А., Флегонтова А. А. 1934. К эпизоотологии туляремии. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 13, 2.
- Иофф И. Г. 1927. Итоги работ по изучению фауны блох на Юго-Востоке. Тр. Первого Всес. Противочумн. совещ., Саратов.
- Иофф И. Г. 1935. Мышиные блохи во время массового размножения мышей. Борьба с грызунами в степях Предкавказья. Сб. статей о работах 1932—1934 гг., Ростов-на-Дону.
- Засухин Д. Н. и Колпакова С. А. 1934. О методах учета эктопаразитов. Вестн. Микробиол., эпидемиол и паразитол., т. 13, 2.
- Колпакова С. А. 1944. К экологии блох полуденных песчанок (*Pallasiomys meridianus* Pall.) в связи с их эпидемиологическим значением в Волжско-Уральских песках.
- Колпакова С. А., Казанцева Ю. М. и Усов Я. А. 1951. Материалы к изучению экологии блох домовых мышей. Тр. Ин-та Микроб, вып. 1.
- Колпакова С. А. и Кондрашкина К. И. 1951. Блохи мышевидных грызунов дельты Волги. Тр. Ин-та Микроб, вып. 1.

- Кондрашкин Г. А. 1950. Норовая деятельность домовых мышей дельты Волги. Сб.: Грызуны и борьба с ними, вып. 3.
- Кондрашкин Г. А. 1948. Основные черты экологии водяных крыс (*Arvicola terestris* L.) дельты Волги. Тр. научн. конф., посвящ. 25-летнему юбилею ин-та «Микроб». Август 1944 г., Саратов.
- Кузенков В. И. 1929. К изучению фауны блох (Aphaniptera) эндемического района чумы на Северном Кавказе. Изв. Гос. Микробиол. ин-та в г. Ростове-на-Дону, вып. 9.
- Тифлов Б. Е. и Усов Я. А. 1938. К изучению некоторых грызунов и их эктопаразитов Западно-Казахстанской области. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 17, вып. 2.
- Тихомирова М. М., Загорская М. В., Ильин Б. В. 1935. Грызуны и их блохи степной, переходной и песчаной полосы Новоказанского и Сломихинского районов и их роль в эпидемиологии чумы. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 14, вып. 3.
- Федина О. А. 1949. Блохи Алма-Атинской области. Изв. АН Казах. ССР, сер. паразитол., вып. 5.
- Фенюк Б. К. 1950. Количественный учет мышей и полевок и проблема прогноза их численности на Юго-Востоке. Сб.: Грызуны и борьба с ними, вып. 3.
- Флегонтова А. А. 1940. Материалы к изучению фауны блох и динамики численности преобладающих видов их в центральной части Волжско-Уральских песков. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 19, вып. 3—4.
- Шейкина М. В. 1940. Роль домовых мышей в поддержании сезонного контакта между человеком и грызунами песков. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 19, вып. 2.
- Ягубянц И. М. и Хохлова А. М. 1948. Видовой состав и динамика численности блох домовых мышей и их гнезд. Тр. Ростовск. н/Д. н.-иссл. ин-та, т. 7.
- Юркина В. И. 1948. Наблюдения над биологией блох *Pulex irritans* L. Тр. научн. конф., посвящ. 25-летнему юбилею ин-та «Микроб». Август 1944 г., Саратов.
-

К ЭКОЛОГИИ БЛОХ (ARHANIPTERA) АМУРО-УССУРИЙСКОГО КРАЯ

П. И. Мариковский

Во время работы комплексной экспедиции Наркомздрава СССР в 1938 г. автором было предпринято попутное исследование фауны блох окрестностей поселка Обор. Поселок расположен по среднему течению маленькой речки того же названия. Разнообразнейшая растительность окрестностей Обора носит черты долинных, смешанных, хвойно-лиственных лесов, типичных для Маньчжурской флоры в зоне ее угасания, обусловленной переходом к таежной формации охотского типа. Лесная растительность повсеместно имеет значительный отпечаток деятельности человека, свойственный районам лесозаготовок: на месте лиственно-хвойных лесов пышно развиваются временники (осина, береза, лещина), заболоченный елово-пихтовый лес сменяется сырым лугом и т. д. Несмотря на сравнительную недавность промышленного использования лесов, в районы разреженного или сплошь вырубленного леса проникают флористические и фаунистические элементы луга.

На протяжении восьми месяцев было обследовано 90 птиц, 281 млекопитающее и 20 гнезд птиц и млекопитающих, всего 204 сбора, содержащих 879 блох. Как и следовало ожидать, наибольшее количество блох было собрано с грызунов (см. таблицу).

Основное количество сборов приходилось на бурундука, с апреля по октябрь включительно было добыто 234 экземпляра. Этот зверек малочисленен в глухом и девственном лесу и превосходно уживается на участках разреженного заготовками леса, где захламленность поверхности земли служит ему хорошим укрытием от врагов, а кустарниковая, обильно плодоносящая растительность дает в изобилии пищу. Бурундук добывался исключительно отстрелом. Тотчас же после выстрела зверек укладывался в отдельный, крепко завязывающийся белый мешочек, где и находился до момента осмотра.

Несмотря на предосторожности, направленные к предотвращению потери блох, известная часть их успевает покинуть бурундука во время выстрела от сильного сотрясения тела, вызываемого ударом дробью.

Видовой состав блох на грызунах

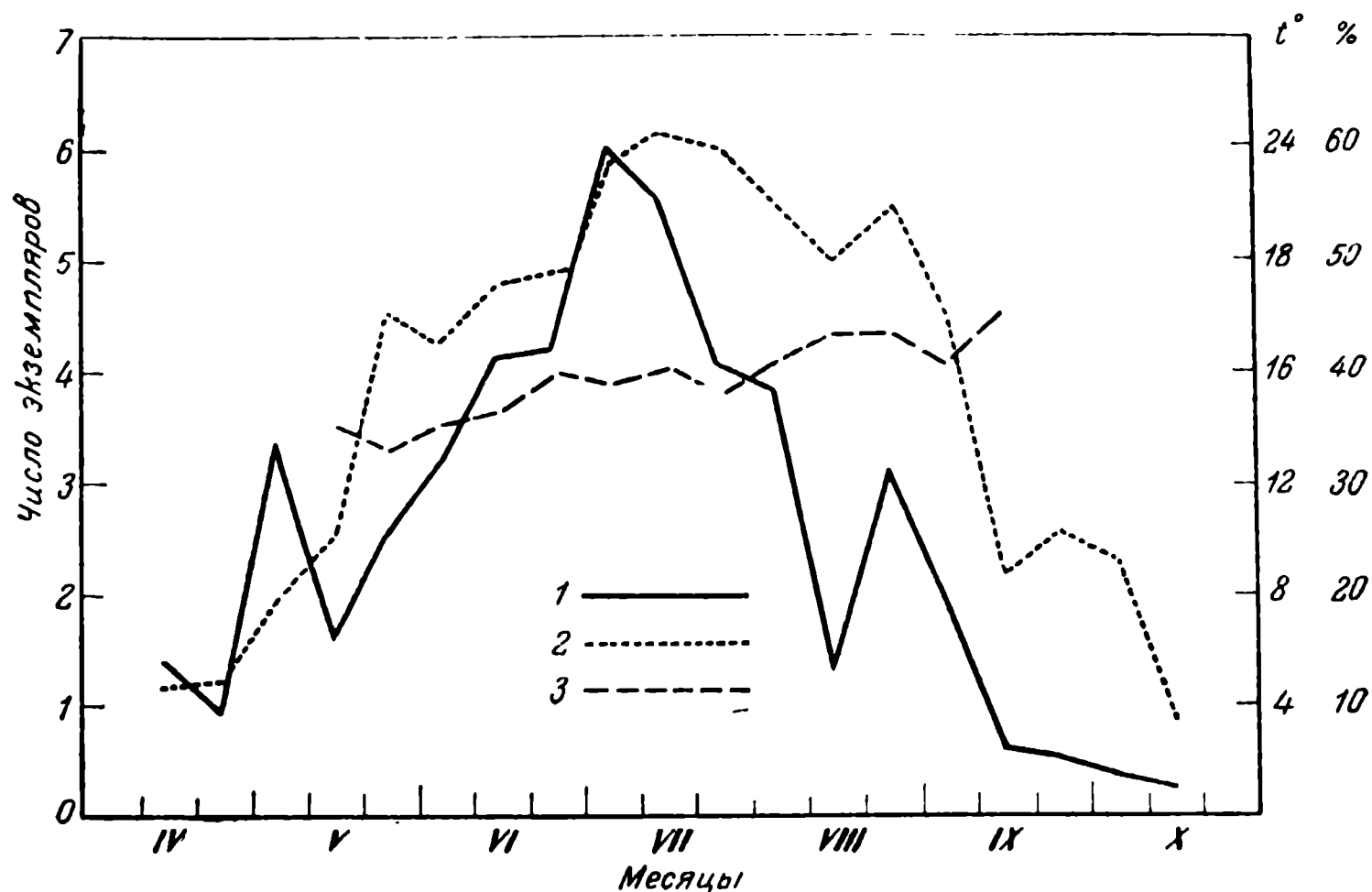
Блохи	Грызуны							
	<i>Rattus norvegicus caraco</i>	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	<i>Sciurus vulgaris</i>	Гнезда белок	<i>Eutamias sibiricus</i>	<i>Pteromys volans</i>	Гнездо летяги	<i>Ochotona hiperborea</i>
<i>Tarsopsylla octodecimdentata</i> K .	—	—	2	—	—	—	1	—
<i>Ceratophyllus (Monopsyllus) tamias</i> W	—	—	47	2	675	3	7	4
<i>Ceratophyllus (Megabothris) calcarifer</i> W	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (M). advenarius</i> W.	3	—	—	—	1	—	1	—
<i>C. (Nosopsyllus) fasciatus</i> B	11	—	—	—	—	—	—	—
<i>Frontopsylla elata botis</i> J	—	—	—	—	2	—	—	—
<i>Ctenophyllus armatus</i> W	—	—	—	—	—	—	—	9
<i>Pectinoptenus pectiniceps</i> W	—	—	—	—	2	—	—	—
<i>Doratopsylla birulai</i> I	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Ctenophthalmus congeneroides</i> W	—	3	—	—	5	—	—	—
<i>C. plsticus</i> J. et R	—	—	—	—	4	—	—	—
<i>Neopsylla acanthina</i> J. et R	—	—	—	—	14	—	—	—

Подавляющее большинство блох, паразитирующих на бурундуке, составляет *Ceratophyllus (Monopsyllus) tamias*, вид, помимо того встречающийся на белке и летяге. Все остальные виды отмечены в незначительном количестве. *Ceratophyllus tamias* — блоха, столь обычная для бурундука в лесной зоне, в районах сильно обезлесенных замещается другими видами. Изменение численности *Ceratophyllus tamias* на бурундуках обнаруживает отчетливую сезонную закономерность (см. рисунок).

На пробудившихся от зимней спячки бурундуках блох не бывает и *C. tamias* начинает встречаться только через декаду со времени пробуждения своего хозяина. Впоследствии численность этой блохи, плавно нарастая, достигает максимума к первым числам июля, затем также постепенно опускается вниз. Максимальный индекс обилия в первой декаде июля равен 6,0.

Ход численности *Ceratophyllus tamias* соответствует кривой среднесуточной температуры. Нельзя подметить какой-либо зависимости численности блох от влажности воздуха, которая

в весенне-летне-осенний период продолжает оставаться на довольно высоком уровне, столь обычном для муссонного климата Дальнего Востока. *Ceratophyllus tami*as появляется весной и исчезает осенью в пределах близких температур (4,5 и 3,3°). Кроме того, появление *Ceratophyllus tami*as незначительно отстает от пробуждения бурундука, а исчезновение слегка предшествует моменту ухода его на зимнюю спячку,



Изменение численности *Ceratophyllus tami*as в зависимости от сезона:

1 — среднее число *C. tami*as на одного бурундука; 2 — среднесуточная температура; 3 — среднесуточная относительная влажность (в %)

что приводит к предположению о тесной связи биологии паразита с биологией хозяина.

В течение всего сезона активности в сборах заметно преобладают самки блох (самок 59,4, самцов 40,6%). Количество бурундуков без блох по отношению к общему числу добытых грызунов этого вида равно 40,8%. Значительность цифры отражает более интенсивное добывание бурундуков ранней весной и поздней осенью, когда эти зверьки более свободны от паразитов.

Кроме бурундука, *Ceratophyllus tami*as паразитирует на белке и летяге, — грызунах, экологически весьма близких, и, надо полагать, является самой многочисленной блохой в лесных местностях. Кроме того, этот вид легко обнаруживается также в старых покинутых гнездах белки, летяги и бурундука и случайно паразитирует на птицах — обитателях дупел. Нахождение на пище подтверждает существование контакта

этого зверька с бурундуком, условия жилищ которых в некоторых случаях совпадают.

Интересно, что на пяти крысах, кроме *Ceratophyllus advenarius* и *C. calcarifer*, оказалась также блоха *C. fasciatus*. Все крысы, за исключением одной, были добыты в значительном отдалении от поселка. Несмотря на то что серая крыса превосходно уживается в лесу, она сохраняет связь с поселением человека и постоянно мигрирует из селений в лес весной и обратно осенью. Последнее обстоятельство сказывается на составе паразитофауны этого грызуна. Например, две крысы, добытые в 1 км от ближайшего жилища человека, имели *C. fasciatus*, т. е. их миграция произошла настолько недавно, что грызуны не успели еще растерять паразитов — типичных обитателей города, хотя и приобрели паразитов леса (в одном случае нахождение *C. fasciatus* сочеталось с напитавшимися личинками *Dermacentor sylvarum*). Возможно, что *C. fasciatus*, вопреки существующим представлениям, может уживаться продолжительное время на пасюке, мигрировавшем в необычный биотоп.

Две самки *Ceratophyllus tamias* и одна самка *Neopsylla acanthina* были собраны, кроме грызунов, также и на колонках. С собаки были добыты *Ctenocephalides canis* и *Pulex irritans*; с домашних кошек *Ctenocephalides felis*; с человека *Pulex irritans* и один экземпляр бурундучьей блохи *Ceratophyllus tamias*.

Из 90 экземпляров 34 видов птиц блохи оказались только на уссурийском белоспинном дятле (*Dendrocopus leucotos ussuriensis*) (одна самка *Ceratophyllus tamias*, повидимому, случайно попавшая на птицу из дупла) и на двух экземплярах домашнего воробья и в их гнездах (*C. gallinae*).

За многократную помощь в изучении блох автор искренно благодарен И. Г. Иоффу.

НОВЫЕ ВИДЫ БЛОХ С ПИЩУХ ИЗ МОНГОЛИИ

О. И. Скалон

В распоряжение отдела паразитологии Иркутского государственного противоэпидемического института поступили сборы блох (*Suctoria-Arhaniptera*) из высокогорной области Западной Монголии (около 2000 м над у. м.) — с южных отрогов Хангая. Поскольку сборы производились в ранне-зимний период (октябрь и ноябрь 1948 г.), можно было ожидать встретить виды, отсутствующие в массовых сборах, охватывающих обычно лишь летние и ранне-осенние месяцы. И действительно, на монгольской пищухе (*Ochotona pricei*), с которой была сделана основная часть сборов, и на северной пищухе (*O. hyperborea*) в каменных осыпях и среди скал было обнаружено четыре новых вида блох, подробное описание и рисунки которых я и привожу ниже.

Обработка материала и описание новых видов проведены мной в Иркутском противоэпидемическом институте и в лаборатории по изучению кровососущих насекомых в г. Ставрополе под руководством проф. И. Г. Иоффа.

Paradoxopsyllus dashidorzhii Scalon, 1953¹

По своим систематическим признакам этот вид стоит ближе к *P. integer*, примыкая к группе видов с развитым лобным зубчиком и с длинными щетинками на II членике задних лапок. Но по форме клешни, IX стернита самца и апикального края VII стернита самки хорошо отличается от всех видов этой группы.

Модифицированные сегменты. У самца (рис. 1) дигитонд значительно короче, чем у *P. integer*; вершина его, в отличие от *P. scorodumovi* и еще более, чем у *P. integer*, сужена, едва

¹ Иофф И. Г. и др. Новые виды блох (*Suctoria-Arhaniptera*). Сообщ. 3 Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, в. 5, 1953.

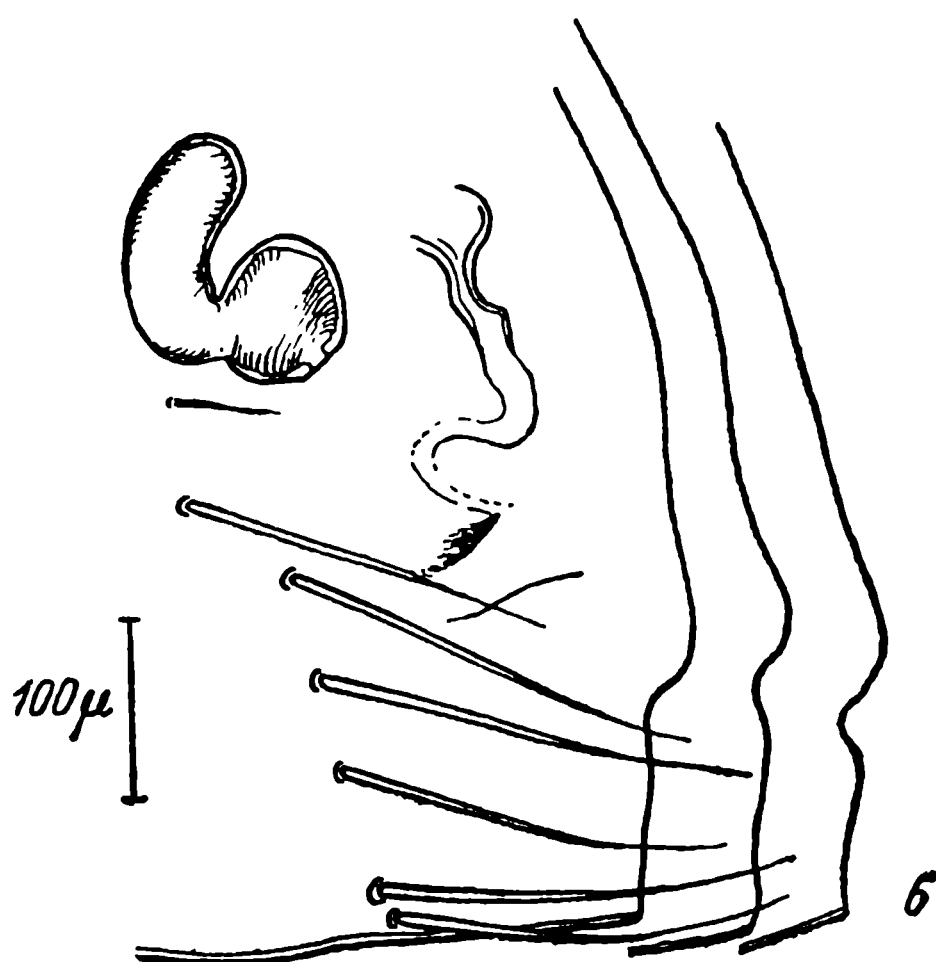
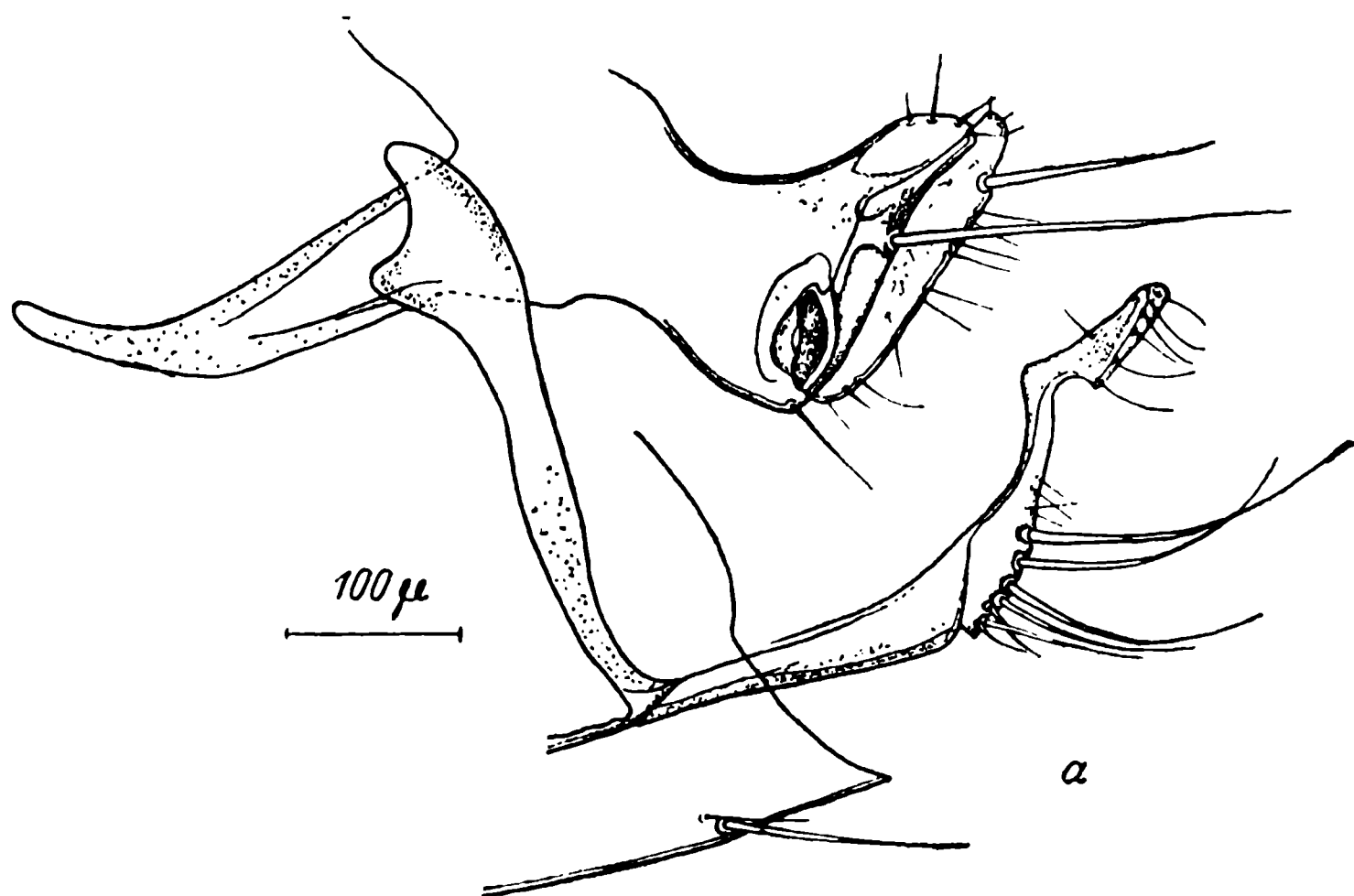


Рис. 1. *Paradoxopsyllus dashidorzhii*

a — модифицированные сегменты самца; *б* — гениталии и модифицированные сегменты самки

превышает вершину массивного неподвижного пальца клешни; передний край дигитоида образует сильно выступающий угол, находящийся на середине этого края. На заднем крае дигитоида, близ вершины, сидит сильная щетинка; у *P. scorodumovi* она едва выделяется из опушения заднего края, у *P. integer*, особенно у монгольских экземпляров, — более значительная, но все же слабее, чем у нового вида. Ацетабулярных щетинок, как и у всех представителей этого рода, — две, одна маленькая, ниже сочленения, другая большая — выше сочленения, на неподвижном пальце. «Брюшко» IX стернита, как у *P. integer*, лишь немного шире лежащей впереди от него части горизонтальной ветви; щетинки на нем (5, реже 6) еще более длинные, чем у *P. integer*, расположены в один правильный ряд по вентральному краю; апикальная доля узкая, как и у *P. integer*. На VIII стерните одна большая щетинка, реже еще одна маленькая. У самки (рис. 1) апикальный край VII стернита почти вертикальный, в нижней части слегка волнистый, со слабой боковой выемкой и округлым выступом над ней. Проток копулятивной сумки такой же короткий и с таким же изгибом, как у *P. integer*, но стенки его склеротизованы лишь в верхней части на небольшом протяжении; шейка этого протока относительно короче, чем у *P. integer*.

Вид паразитирует на монгольской пищухе совместно с *P. integer* и *P. scorodumovi*, встречаясь в сборах с одних и тех же зверьков. При этом в октябрьских сборах преобладали два последние вида, а позднее (ноябрь) они почти полностью были заменены описываемым видом. Можно предполагать, что *P. dashidorzhii* является более теплолюбивым видом, обитателем более низких мест; часть популяции, заселившая несвойственную ей зону (сборы производились на высоте более 2000 м над у. м.), запаздывает в своем развитии и появляется в стадии имаго уже в зимние месяцы. Большая серия экземпляров этого вида найдена автором в октябре — ноябре 1948 г. (тип — самка 13 октября, самец — 11 ноября) в Южном Хангае, в окрестностях Цзаг-Сомона Баянхонгорского аймака на *Ochotona princi*. Вид назван по имени зоолога Монгольского государственного университета Даши-Доржи.

Ctenophyllus tarasovi Scalon, 1953¹

Принадлежит к группе *C. armatus*. Самцы хорошо отличаются формой дигитоида и слабым развитием склеротизованного тяжа на внутренней стороне VIII стернита. Шипы лоб-

¹ Иофф И. Г. и др. Новые виды блох (Suctoria-Aphaniptera). Сообщ. 3. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, в. 5, 1953.



Рис. 2. Самец *Stenophyllus*
tarasovi

ного ряда несколько толще, чем у *C. armatus*, но тоньше, чем у *C. subarmatus*; у самки — одна, у самца — две верхних щетинки не превращены в шипик. Лобный бугорок более или менее ясно обособлен от лобного края, и его строение не может быть использовано для распознавания от близких видов.

Дигитоид (рис. 2) более узкий, чем у *C. armatus* и *C. rigidus*, с сильно вытянутым передне-верхним углом и вогнутым верхним краем. Склеротизованный выступ VIII стернита с когтем, более слабым, чем у *C. rigidus*. Под этим выступом расположен пучок тонких волосков, более густой, чем у других видов этой группы. Склеротизованный тяж внутренней стороны VIII стернита значительно короче и слабее, чем у *C. armatus* и *C. rigidus*, и несколько слабее, чем у американского вида *C. terribilis*.

Отличительные признаки самок всех перечисленных близкородственных видов *Stenophyllus* требуют дальнейшего изучения; у имеющихся двух самок описываемого вида можно отметить наличие более резкой склеротизации в области нижней стенки вагины.

Две самки и три самца этого вида были найдены в Южном Хангае в местности Цаган-Турт Баянхонгорского аймака, 27 сентября 1945 г., на *Ochotona hyperborea*, в сборах П. П. Тарасова и С. Г. Абрамовой.

Wagnerina antiqua Scalon, 1953¹

Этот вид по своим систематическим особенностям занимает промежуточное положение между двумя известными до сих пор представителями рода *Wagnerina*. С *W. tecta* его сближает

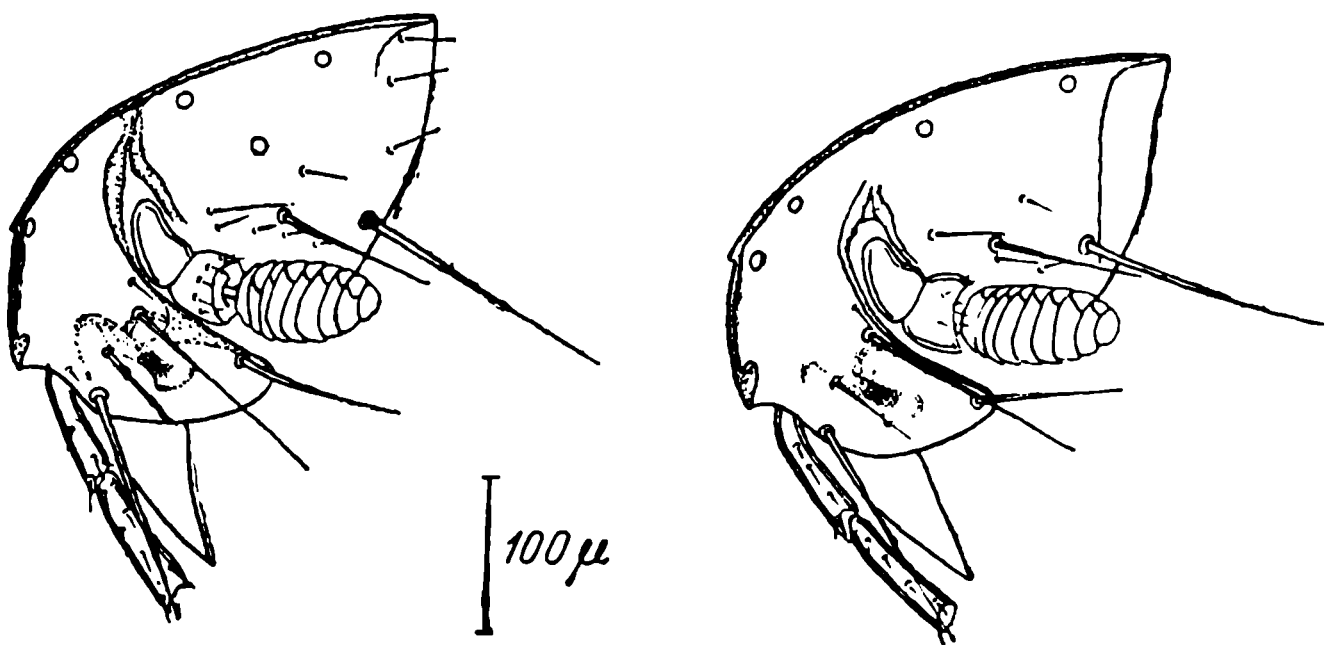


Рис. 3. *Wagnerina antiqua*: головы самок

короткий хоботок, наличие характерного, но менее длинного, выступа VII тергита, нависающего над пигидием, а также свое-

¹ Иофф И. Г. и др. Новые виды блох (Suctoria-Aphaniptera). Сообщ. 3. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, в. 5, 1953.

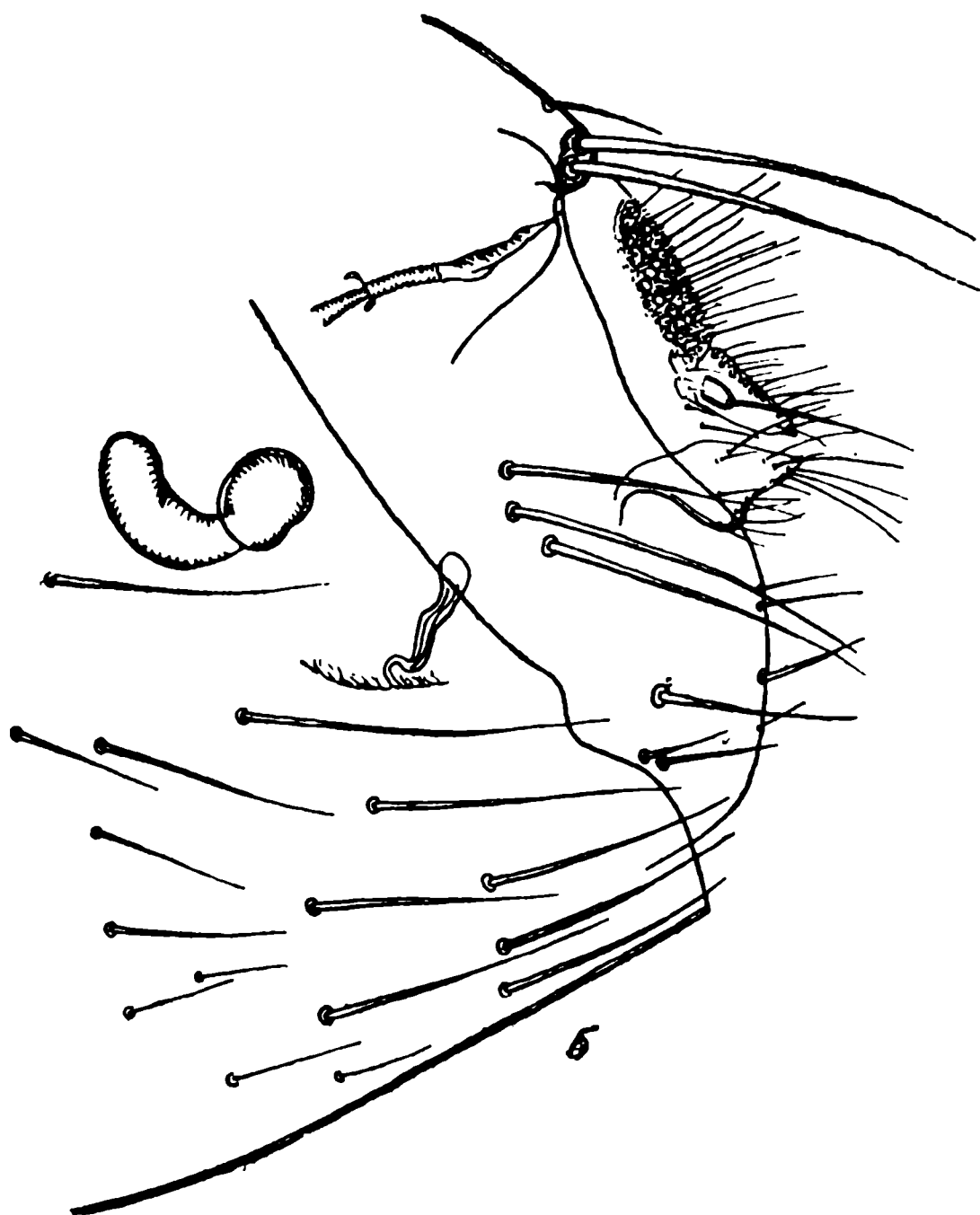
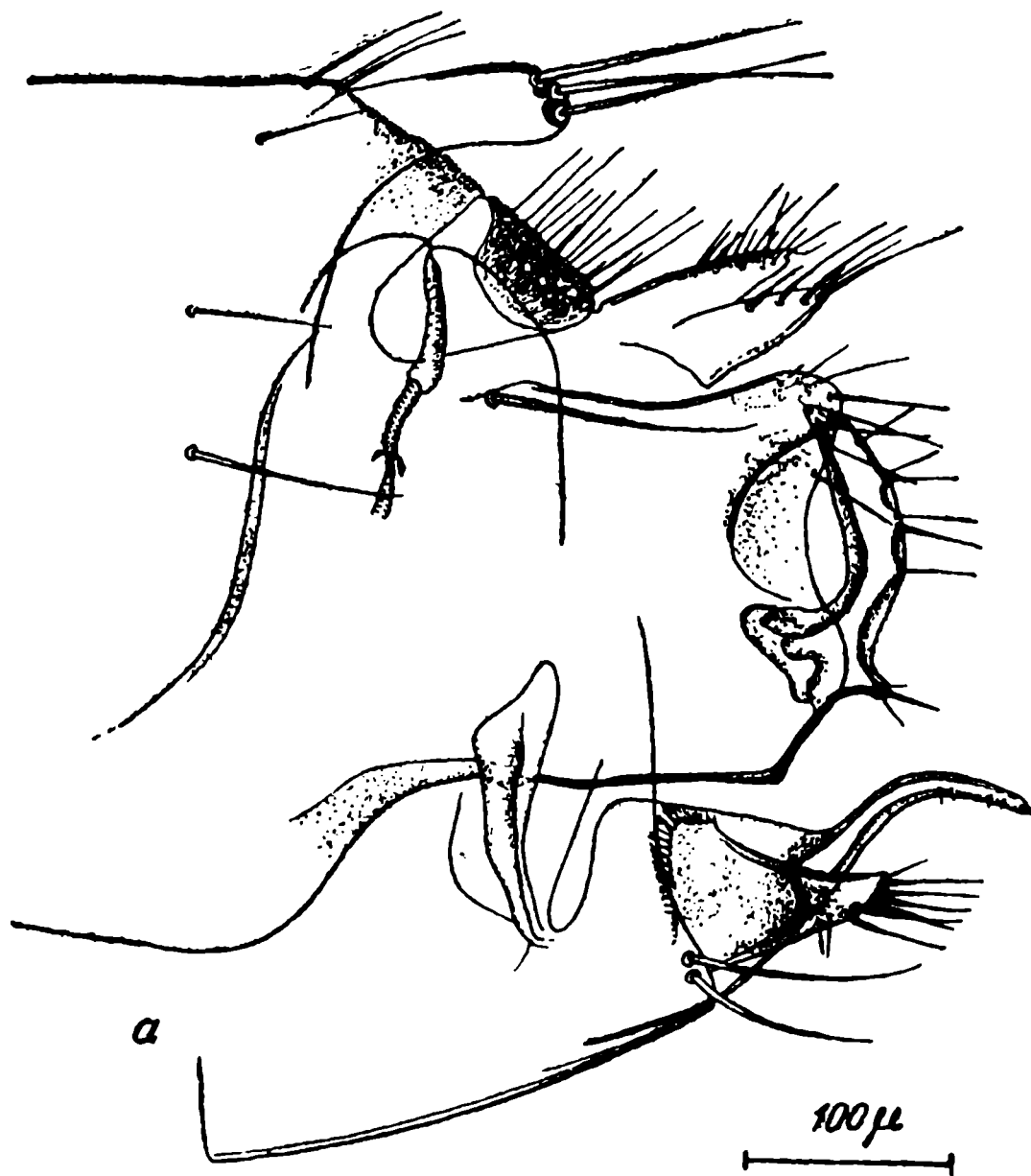


Рис. 4. *Wagnerina antiqua* а) модифицированные сегменты самца; б) гениталии и модифицированные сегменты самки.

образное строение модифицированных стернитов брюшка. С *W. schelkounikovi* новый вид сходен по общей форме половой клешни и обычному наклонному положению пигидия.

У *W. antiqua* наблюдается интересная особенность — встречаются экземпляры с расчлененной в области ямки усиков головой; при этом мы находим различную степень расчленения головы — от полного разделения (рис. 3, а) до полного слияния (рис. 3, б) — у разных экземпляров одного вида. Это говорит о полной ненадежности данного признака, тем более для выделения крупных систематических групп.

Во фронтальном ряду у самок нового вида сохранилась лишь верхняя щетинка и одна — непостоянная — нижняя; у самцов — до трех щетинок. В первом теменном ряду бывает одна, во втором обычно две щетинки. На щелочной лопасти, как у всех представителей этого рода — одна развитая щетинка.

Модифицированные сегменты. Стигма VIII тергита у обоих полов удлинённая. У самца (рис. 4, а) на выступе VII тергита сидят три длинных щетинки, которые как бы компенсируют отсутствие нормальных предпигидиальных щетинок или длинного выступа, как у *W. tecta*. Восьмой тергит рудиментарный, представляет две небольшие боковые пластинки — правую и левую, — не соединенные по спинному краю; ниже стигмы на нем сидит одна длинная щетинка. Дигитоид узкий, серповидно изогнутый, с выростом на задненижнем углу; на его апикальном крае и на выросте — тонкие щетинки. Стернит VIII мало отличается от предыдущих, на нем — две щетинки у самого апикального края. Следующие стерниты у нового вида весьма своеобразны. Вертикальная ветвь IX стернита слабо развита; горизонтальная, повидимому, представлена треугольной лопастью, мембранозной в передней своей части, с бахромой по переднему краю и сильно склеротизованным углом на вершине, с густым рядом щетинок; при этом твердого соединения ветвей IX стернита проследить не удастся. Глубже лежит еще склерит с хорошо выраженным вентральным краем, боковыми лопастями и непарным клювообразным апикальным выростом. Является ли этот склерит следующим за IX самостоятельным стернитом, хорошо сохранившимся у этого вида, или он представляет горизонтальную ветвь IX стернита, а треугольные лопасти — крыловидные выросты этой ветви, сказать трудно. Трудность решения этого вопроса приводит к различным взглядам на число и расположение сегментов у блох и требует специального параллельного изучения на целом ряде видов.

Самка (рис. 4, б) имеет две предпигидиальных щетинки. На VIII тергите, ниже стигмы, — три (реже две) длинных щетинки, расположенные косым рядом. На VII стерните — ряд из 5 (4—6) крупных щетинок, впереди которых бывает до



Рис. 5. *Wagnerina longicauda*:

a — самец, *б* — самка

12 меньших, расположенных двумя-тремя неправильными рядами; апикальный край с неглубокой вырезкой и небольшим выступом над ней. Анальный стернит имеет по вентральному краю резкий выступ, что позволяет легко отличить самок этого вида от обоих известных и четвертого, нижеописываемого мной, вида. Гениталии самки такие же, как у *W. tecta* и следующего вида.

Длина самки: 1,8—2,1 мм, самца: 1,5—1,7 мм.

Паразитирует на высокогорных грызунах в Монголии, предпочитая монгольскую пищуху. Как и другие представители *Wagnerina* является осенне-зимним видом. Почти отсутствуя в летние месяцы, в ноябрьских сборах составлял большинство блох на *Ochotona pricei*; при этом встречалось до 67% молодых блох, недавно вышедших из коконов. Большая серия экземпляров этого вида найдена автором в октябре — ноябре 1948 г. (тип — самка 8 ноября, самец — 10 ноября) в Южном Хангае, в окрестностях Цзаг-Сомона Баянхонгорского аймака в каменных осыпях на *Ochotona pricei*. Единичные экземпляры были обнаружены в сборах с *Alticola semicanus* из близлежащих мест.

Wagnerina longicauda Scalon, 1953¹

По длинному выступу VII тергита самца, вертикальному положению пигидия, форме половой клешни и строению последних стернитов брюшка близок к *W. tecta*. Но ряд существенных отличий позволяет считать новую форму самостоятельным видом.

Щетинок на голове больше, чем у других видов. Во фронтальном ряду у самок 1—3 щетинки, у самцов обычно 4, причем верхние не образуют правильного ряда, нередко располагаясь вдоль края усиковой ямки. В теменных рядах у обоих полов в первом — одна, во втором — две щетинки.

Модифицированные сегменты. У самца (рис. 5, а) выступ VII тергита еще более длинный и узкий, чем у *W. tecta*; на его вершине вместо длинных щетинок сидит одна маленькая и 2—3 волоска; отсутствие предпигидиальных щетинок компенсируется длинным выступом, покрывающим пигидий. Тело половой клешни лентовидно сужено, как у *W. tecta*; неподвижный палец значительно шире, чем у *W. tecta*; лопатообразный, шире скрытого за ним дигитоида; последний треугольной формы; на заднем крае его — толстая шпора и несколько щетинок. На VIII стерните три щетинки недалеко от апикального края.

¹ Иофф И. Г. и др. Новые виды блох (Suctoria-Aphaniptera). Сообщ. 3. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, в. 5, 1953.

Строение последних сегментов сходно с *W. tecta*. Вертикальная ветвь IX стернита также слабо развита, но вершина ее сильно изогнута кпереди. К VIII стерниту сзади, как и у *W. tecta* (и в отличие от *W. antiqua*) неподвижно примыкает довольно широкий склерит, суживающийся к вершине, образующей непарный апикальный выступ, раздвоенный на конце, причем верхний отросток крючкообразно загнут над нижним, несущим мелкие волоски; такие же волоски сидят и по вентральному краю выступа; я не решаю вопрос, является ли этот склерит горизонтальной ветвью IX стернита или представляет самостоятельный стернит.

Самка (рис. 5, б) имеет, в отличие от *W. tecta*, две предпигдиальные щетинки. Сtigма VIII тергита значительно короче, чем у *W. antiqua*. Ниже стигмы — одна крупная щетинка. На VII стерните меньше щетинок, чем у *W. antiqua* и *W. tecta* — впереди ряда крупных щетинок имеется до семи меньших; апикальный край с неширокой боковой вырезкой, глубина которой варьирует, над ней — более или менее развитый боковой выступ. Вентральный край анального стернита прямой или слегка выпуклый.

Длина самки: 1,8 — 2,1 мм, самца: 1,4 — 1,6 мм.

Паразит горных пищух Монголии, где он встречался в большом количестве в ранне-зимних сборах совместно с *W. antiqua*. Большая серия экземпляров собрана автором в октябре — ноябре 1948 г. (тип — самка 8 ноября; самец — 10 ноября) в Южном Хангае Цзаг-Сомон Баянхонгорского аймака в каменных осыпях на *Ochotona pricei*.

ПОТЕРИ СРЕДИ АФАНИПТЕРОЛОГОВ ЗА ПОСЛЕДНИЕ ГОДЫ

И. Г. Иоффа

За последнее десятилетие скончались люди, вложившие немало труда в изучение фауны эктопаразитов нашей страны. Мы помещаем краткие сведения об их жизни и работе.

В феврале 1942 г. умер в пути во время эвакуации из блокированного Ленинграда Анатолий Иванович Аргиропуло. Он родился в Ленинграде 26 февраля 1908 г., в семье бухгалтера; среднее образование получил в Киеве, окончив 9 классов в 1924 г. Законченного высшего образования А. И. Аргиропуло не имел, но уже в 1928 г. он напечатал научную работу, посвященную экологии некоторых птиц Украины. В 1930—1932 гг. работал в качестве лаборанта, а затем ассистента во Всесоюзном институте защиты растений Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина в Ленинграде. С этого времени определилось основное направление научной работы Анатолия Ивановича в области систематики грызунов, выявился его талант как морфолога и систематика. Это направление работы осталось неизменным в течение всей жизни Анатолия Ивановича.

С 1932 по 1937 г. Анатолий Иванович работал в Баку в качестве научного сотрудника-зоолога Института микробиологии и эпидемиологии Азербайджанской ССР и в секторе зоологии Азербайджанского филиала Академии наук СССР. В этот период он провел обширные исследования по фауне и систематике грызунов Закавказья и, изучив систематику Arhaniptera, дал ряд ценных работ по эктопаразитам грызунов Кавказа. Приступив к этим исследованиям в 1932 г., он вскоре приехал для углубления своих знаний в Ростовский микробиологический институт (где в лаборатории И. Г. Иоффа тогда была сосредоточена работа по систематике и экологии Arhaniptera); пробыв там зимой 1933/34 г. несколько месяцев, он за это

время подготовил свои первые работы по эктопаразитам Кавказа (напечатаны в 1934 и 1938 гг.). Важнейшим итогом бакинского периода жизни Анатолия Ивановича было создание определителя блох Закавказья (1935).

В 1937 г. Анатолий Иванович вернулся в Ленинград, где работал до конца своей жизни в качестве старшего научного сотрудника Зоологического института Академии наук СССР. И в этот период наряду с интенсивной работой по систематике грызунов он не прекращал изучения эктопаразитов и подготовил к печати ряд паразитологических исследований, по украинским, среднеазиатским и другим материалам.

В 1936 г. Президиум Академии наук СССР присудил Анатолию Ивановичу ученую степень кандидата биологических наук по разделу зоологии, без защиты диссертации, за систематические научные исследования по грызунам и их паразитам.

А. И. Аргиропуло опубликовал около 60 научных работ по вопросам систематики, географического распространения, биологии и палеонтологии млекопитающих, а также по систематике блох; последнему вопросу посвящено 12 опубликованных работ¹. Кроме того имеются сведения, что 17 работ по разным вопросам остались не опубликованными; возможно, что рукописи многих из них погибли во время блокады Ленинграда и эвакуации. Анатолий Иванович уехал из Ленинграда после тяжелой зимы 1941/42 г. и умер в пути, повидимому, от септицемии. Пропала и написанная перед смертью его докторская диссертация — монография по хомякам СССР. Однако некоторые рукописи постепенно находятся в редакциях журналов и публикуются в качестве посмертных статей.

Много препаратов *Arhaniptera*, собранных Анатолием Ивановичем, в том числе и некоторые (но, к сожалению, не все) типы его видов, сохранились в паразитологическом отделе Зоологического института Академии наук СССР; спиртовая часть коллекции пока не найдена. Краткие сведения о ряде видов *Arhaniptera*, впервые обнаруженных и названных Анатолием Ивановичем, были на основании его писем и сохранившихся препаратов недавно опубликованы в статье «Новые виды блох» (Медицинская паразитология, № 4, 1946), что имело целью зафиксировать авторские права Анатолия Ивановича на эти виды и сделать возможным использование в практической работе их названия.

Всего с именем А. И. Аргиропуло связано около 50 названий видов, подвидов, родов и подродов блох.

¹ Мы не приводим списков работ, так как они помещены в «Библиографии по блохам СССР» (часть работ А. И. Аргиропуло, как совместные см. по фамилиям соавторов. — Иоффа, Вагнера, Виноградова).

* * *

Среди людей, принесших большую пользу афаниптерологии и вообще зоологии нашей страны, необходимо упомянуть Василия Ивановича Даценко, умершего 24 октября 1937 г. в Ставрополе. Этот скромный любитель природы и коллекционер, работая на далеких окраинах СССР, на Тянь-Шане (Нарын) и Алтае (Катон-Карагай) в качестве таможенного работника, затем учителя и заведующего таксидермической мастерской, производил ценные зоологические сборы и снабжал ими ряд научных учреждений и зоологов нашей страны, в том числе акад. П. П. Сушкина, акад. Е. Н. Павловского, проф. С. И. Огнева, проф. Б. С. Виноградова, проф. Ю. Н. Вагнера, А. И. Аргиропуло, И. Г. Иоффа и других. Паразитологические сборы В. И. Даценко послужили основой наших сведений об алтайских *Arhaniptera*, позволили обнаружить ряд новых видов, из которых один посвящен его имени. Около 1934—1935 гг. уже в преклонном возрасте Василий Иванович переехал в г. Ставрополь, где его трудами был создан зоологический музей при противочумной станции. Василий Иванович делал чучела и группы животных не только с чутьем и знаниями натуралиста, но и с большим художественным вкусом и талантом.

* * *

В феврале 1944 г. в г. Ростове-на-Дону умер Владимир Ильич Кузенков, старший научный сотрудник Ростовского исследовательского института Министерства здравоохранения СССР. Он родился в 1899 г. в Полтавской области. Окончил Медицинский институт в Ростове-на-Дону в 1926 г. С 1925 г. еще студентом начал работать в противоэпидемических учреждениях Сальского округа, а затем, с 1928 г., в Ростове. С 1927 г. приступил к изучению эктопаразитов. Всего им напечатано 6 работ по изучению блох и другим вопросам эпидемиологии степных районов Предкавказья, а ряд работ остался в рукописях, причем некоторые из них погибли во время войны. В. И. Кузенковым составлено «Пособие для собирания и определения блох», изданное Ростовским исследовательским институтом в 1936 г. Наиболее важны и интересны собранные и изученные им материалы по численности и экологии блох сусликов (1929, 1941). Эти исследования, отличающиеся большой тщательностью и глубиной анализа материала, представляют серьезный эпидемиологический интерес и безусловно должны быть продолжены следующим поколением ростовских паразитологов. В. И. Кузенков был талантливым и

образованным научным работником, но тяжелая многолетняя болезнь помешала ему полностью использовать свои способности.

* *

В декабре 1946 г. в г. Алма-Ата умерла после тяжелой болезни Ольга Алексеевна Федина (урожденная Рошковская). Родилась в Москве в 1910 г. Отец ее, А. В. Рошковский, тогда был студентом Московского университета, а впоследствии профессором Саратовского университета по кафедре геологии и минералогии. В 1927 г. Ольга Алексеевна окончила школу, а в 1931 г. естественное отделение Саратовского университета, после чего работала в почвенной лаборатории. В 1932 г. вышла замуж за Н. Ф. Федина и переехала в г. Новочеркасск, а затем в Ростов; здесь она работала в Микробиологическом институте, а с 1934 г. переехала в Ставрополь, где и приступила к изучению паразитологии. В 1940 г. переехала, в связи с работой мужа, в г. Алма-Ата. За время работы в Ставрополе и Алма-Ата оформила или участвовала в составлении 7 статей, из которых некоторые печатаются уже после ее смерти. Работы О. А. Фединой внесли немало нового в изучение фауны и экологии эктопаразитов. Много ею было сделано и в области внедрения методов паразитологического обследования в практику работы противоэпидемической организации. Она была одним из пионеров и настоящим энтузиастом этого дела. Все, кто знал Ольгу Алексеевну, сохраняют о ней память как о прекрасном человеке и товарище. Собранные ею коллекции, в том числе и типы новых видов, хранятся в лаборатории по изучению кровососущих насекомых.

Память об ушедших будет долго жить среди паразитологов нашей страны, так как плодами их трудов будут пользоваться еще многие поколения работников.
